

**Die Pulvillen von *Calliphora erythrocephala* Meig.
als Adhäsionsorgane**

Elisabeth Bauchhenß

1979



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41551927_0027

Die Pulvillen von *Calliphora erythrocephala* Meig.
als Adhäsionsorgane

Dissertation der Fakultät für Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von Elisabeth Bauchhenß
aus Nürnberg

Januar 1979

Erster Berichterstatter: Prof. Dr. M. Renner
Zweiter Berichterstatter: Prof. Dr. F. Zettler
Tag der mündlichen Prüfung: 23. Februar 1979



Inhalt

1	Einleitung	1
2	Zusammenhang zwischen dem Bau der Pulvillen und ihrer Funktion als Adhäsionsorgane	2
2.1	Allgemeine Beobachtungen an laufenden Fliegen auf rauhen und glatten Oberflächen	2
2.2	Morphologie und Ultrastruktur der Pulvillen	4
2.2.1	Material und Methode	4
2.2.2	Eidonomie	6
2.2.3	Lichtmikroskopische Befunde	10
2.2.3.1	Sekretorische Epithelien im Prätarsus und Tarsalglied 5	13
2.2.3.2	Kutikula	15
2.2.4	Elektronenmikroskopische Befunde	16
2.2.4.1	Pulvillusdrüse	16
2.2.4.2	Tarsaldrüse, Sehnendrüse	27
2.2.4.3	Kutikula	28
2.3	Das Adhäsionssekret	37
2.3.1	Material und Methode	37
2.3.2	Eigenschaften des Adhäsionssekretes	38
2.4	Diskussion	39
2.4.1	Das Adhäsionssekret	39
2.4.1.1	Eigenschaften und Natur des Sekretes	39
2.4.1.2	Herkunft des Sekretes	40
2.4.2	Die kutikuläre Architektur der Pulvillen und ihre Rolle beim Adhäsionsvorgang	43
2.4.2.1	Kutikulaarchitektur	43
2.4.2.2	Ausleitung des Sekretes durch die Kutikula	48
2.4.3	Die Rolle der Hafthaare	50
2.4.3.1	Bau der Hafthaare	50
2.4.3.2	Der Anlege- und Abhebevorgang	51
3	Quantitative Untersuchung des Haftvermögens	53
3.1	Kurze Einführung in die Theorie der Adhäsion	53
3.1.1	Oberflächenenergetik	53
3.1.2	Beziehungen zwischen oberflächenenergetischen	

Größen und Randwinkel	54
3.1.3 Übertragbarkeit der Adhäsionstheorie auf das anstehende Problem	55
3.2 Methodik	56
3.2.1 Wahl der Testunterlagen	56
3.2.1.1 Theoretische Überlegungen	56
3.2.1.2 Charakterisierung der Testunterlagen durch den Randwinkel $\vartheta_{\text{H}_2\text{O}}$ von destilliertem Wasser	57
3.2.2 Prüfung des Haltevermögens der Fliege auf den Testunterlagen	59
3.2.2.1 Versuchsaapparatur	59
3.2.2.2 Versuchsablauf und Auswertung	63
3.2.3 Messung des Sekretrandwinkels gegen die Test- unterlagen	65
3.3 Ergebnisse	65
3.3.1 Verhalten der Fliege bei Belastung	65
3.3.2 Messungen des Haftvermögens	66
3.3.3 Der Sekretrandwinkel	74
3.4 Diskussion	75
3.4.1 Interpretation der Haftcharakteristiken	75
3.4.2 Rolle des Sekrets	77
4 Zusammenfassung	78
5 Literaturverzeichnis	80
6 Verzeichnis der in den Abbildungen 1 - 36 verwendeten Ab- kürzungen	85

Einleitung

Über die Ursachen des Haftvermögens von Insekten an glatten Unterlagen wurde Ende des vergangenen Jahrhunderts ein heftiger wissenschaftlicher Streit geführt (v.a. ROMBOUTS 1883; DEWITZ 1883, 1884; SIMMERMACHER 1884 a,b; DAHL 1884, 1885). Nachdem sich allgemein die Ansicht durchgesetzt hatte, daß es sich um einen Adhäsionsvorgang mit Hilfe polsterartiger tarsaler Haftorgane handelt (Pulvillen, Arolien, Euplantulae), wurde der Themenkreis kaum mehr weiter bearbeitet. Während in der älteren Literatur hauptsächlich der funktionelle Aspekt des Problems beleuchtet wurde (außer bei DAHL 1885, der sehr detaillierte histologische Studien der Haftorgane vorlegte), wurde in neuerer Zeit bei verschiedenen Insektengruppen der Versuch gemacht, den Modus des Adhäsionsvorganges im Zusammenhang mit der Feinstruktur der Haftorgane zu interpretieren (Hemiptera, GILLETT + WIGGLESWORTH 1932; Dictyoptera, ROTH + WILLIS 1952, ARNOLD 1974; Orthoptera, HENNING 1974; Coleoptera, STORK + EVANS 1976; Diptera, BAUCHHEWSS + RENNER 1977, HASENFUSS 1977).

Für das Zustandekommen einer Adhäsionsverbindung zwischen zwei Flächen ist zu fordern, daß eine größtmögliche Oberfläche des Adhärenten möglichst glatt und spannungsfrei an die Unterlage angelegt werden kann. Eine Adhäsionsverbindung kann zwischen zwei trockenen Oberflächen gebildet werden, wie es für Geckos nachgewiesen wurde (HILLER 1968), oder aber mit einem dünnen Flüssigkeitsfilm als Zwischenschicht. Als Adhäsionsflüssigkeit dient dabei entweder der auf vielen Oberflächen natürlicherweise vorhandene Wasserfilm (z.B. Ventraltubus von Collembolen, RUPPEL 1953; Hafthaare bei Spinnen, HOMANN 1957) oder ein vom Tier produziertes Sekret, wie es unter anderem für Frösche nachgewiesen ist (z.B. ERNST 1973, WELSCH et al. 1974) und wie es für viele Insekten angenommen wird.

Fliegen besitzen bekanntermaßen ein Adhäsionssekret (ROMBOUTS 1883; DEWITZ 1883, 1884; SIMMERMACHER 1884 a,b; DAHL 1884, 1885; SARKARIA + PATTON 1949; WIESMANN 1957; HASENFUSS 1977). Als Herkunftsort dieses Sekrets werden das Pulvillusepithel (DAHL 1885) bzw. eine einzige Riesenzelle, die den Pulvillus ausfüllen soll (SARKARIA + PATTON 1949) oder ein sekretorisches Epithel im Tarsalglied 5, die "Tarsaldrüse" (WIESMANN 1957; HASENFUSS 1977), genannt.

Quantitative Untersuchungen über das Adhäsionsvermögen von Tieren liegen bisher kaum vor. ROMBOUTS (1883) berechnete die Haftstärke von Haaren verschiedenen Durchmessers und verschiedener Länge (Pferd, Schwein, Mensch) an Glas bei Benetzung mit Öl bzw. Wasser. Er setzte den Haftmechanismus der Fliegen seinem Haftmodell gleich und errechnete daraus die Haftstärke eines einzelnen Fliegenhaares. GILLETT + WIGGELSWORTH (1932) und EDWARDS + TARKANIAN (1970) führten indirekte Haftfähigkeitsmessungen bei Rhodnius prolixus (Hemiptera) durch, indem sie prüften, von welchem Neigungswinkel an sich das Tier auf einer schrägen Ebene nicht mehr festhalten kann. Direkte Messungen der Haftstärke (mit Federwaage) machte HILLER (1968) mit Geckos. Er konnte für seine Versuchstiere eine Haftcharakteristik aufstellen, die dem Kurvenverlauf für einen Adhäsionsvorgang zwischen zwei Feststoffen entspricht.

Ziel der vorliegenden Arbeit war einmal, zu prüfen, welche strukturellen Gegebenheiten die Basis für das Adhäsionsvermögen der Fliegen bilden, zum anderen, ob die Haftung der Fliegen auf glatten Flächen sich als "Adhäsion" im physikalischen Sinn beschreiben läßt und welche Rolle das Adhäsionssekret dabei spielt.

Für die morphologische Analyse wurde der Bereich Prätarsus/Tarsalglied 5 untersucht. Die licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung erfolgte an mehreren Brachyceren-Arten (vgl. S.4). Da sich bei den verschiedenen untersuchten Arten keine grundsätzlich unterschiedlichen Aspekte ergaben, werden im folgenden die Verhältnisse vorwiegend an einer Art, nämlich Calliphora erythrocephala Meig., geschildert. Treten bei anderen Arten stärkere Abweichungen auf, werden sie im Anschluß an die Darstellung von Calliphora erwähnt.

Bei Calliphora wurde ferner versucht, das Adhäsionssekret grob chemisch zu klassifizieren und gegen das Oberflächenlipid des Körpers abzugrenzen.

- 2 Zusammenhang zwischen dem Bau der Pulvillen und ihrer Funktion als Adhäsionsorgane
- 2.1 Allgemeine Beobachtungen an laufenden Fliegen auf rauen und glatten Oberflächen

Die Beobachtungen beim Laufen erfolgten zum Teil mit bloßem Auge

an ungestörten oder an entflügelten, aber in ihrer Laufbeweglichkeit nicht gehemmten Fliegen. Für die genauere Beobachtung des Laufens an Glas wurden nur Calliphorae verwendet, da von den ständig verfügbaren Arten nur ihre Pulvillen hinreichend groß waren. Der Bewegungsraum der Tiere wurde möglichst wenig eingeschränkt. Die entflügelten Individuen liefen in deckglasbedeckten Kästchen (Lauffläche ca. 2 x 2cm) kopfunter an der Glasfläche. Sie wurden bei sehr flach einfallender seitlicher Beleuchtung mit der Stereolupe bei 40facher Vergrößerung beobachtet. Bei dieser Anordnung sind die Bewegungsabläufe gut zu verfolgen, da immer die gesamte Berührungsfläche der Pulvillen mit der Unterlage zu sehen ist. Auch die Sekretspuren sind deutlich zu erkennen. Die Laufbeobachtungen auf glatten Unterlagen wurden ergänzt durch Beobachtungen auf rauhen und auf "geteilten" Unterlagen, wo die Fliege jeweils mit drei Beinen auf "rau" bzw. auf "glatt" lief. Das ist bei nicht bewegungsgehinderten Tieren nur ganz kurzzeitig möglich, da sie sehr rasch auf die rauhe Unterlage streben.

Beim Laufen auf rauhen Unterlagen halten sich die Fliegen mit Hilfe ihrer gespreizten Krallen fest, die (einen Winkel von etwa 60° zwischen sich einschließend) auf die Unterlage aufgesetzt werden. Die Pulvillen berühren die Unterlage nicht. Ihre Längsachsen bilden ebenfalls etwa einen 60° -Winkel miteinander. Beim Übergang rauh/glatt nehmen die Krallen spontan einen Winkel von nahezu 180° ein und heben sich von der Unterlage ab. Gleichzeitig verkleinert sich der Winkel zwischen den Pulvillen und diese legen sich der Unterlage an.

Zum Laufen auf glatten Flächen ist generell zu bemerken, daß die Fliegen auf glatten Unterlagen jeden beliebigen Neigungswinkels -auch kopfunter- laufen können, wobei allerdings das Laufen an einigen Unterlagen (z.B. Polytetrafluoräthylen, vgl. Abschn. 3), wenn sie senkrecht oder überhängend geboten werden, "mühsam" erscheint.

Das Adhäsionsvermögen ist vom Schlüpfen an vorhanden. Eben aus der Puppe geschlüpfte Calliphorae laufen noch vor Entfaltung der Flügel in Glasröhren nach oben.

Calliphorae laufen bei ungestörtem Verhalten nicht "freiwillig" an senkrechten glatten Flächen nach unten. Im Versuch sind sie kaum zu bewegen, bei rascher Drehung der senkrechten Unterlage um die Hochachse ihre Laufrichtung relativ zur Unterlage beizubehalten. Läßt

man sie in verschlossenen Glasröhren laufen, lassen sie sich bei Erreichen der Oberkante fallen. Bei Musca war vereinzelt "bergab" Laufen zu beobachten.

Die Fliegen zeigen auf glatten Unterlagen regelmäßig das Bestreben, den Rand zu erreichen und sich dort mit den Krallen festzuklammern ("Randeffekt"). Dieses Verhalten ist unabhängig davon, in welcher Neigung die Unterlage angeboten wird (auch bei waagrechten Laufflächen).

Beim Laufen an senkrechten oder überhängenden Flächen fallen entflügelte Fliegen häufig herunter oder lassen sich fallen (?), was evtl. als Abflugintention zu deuten ist, ebenso wie auch das Abhüpfen mit allen Beinen von waagrechten Unterlagen, das ab und zu zu beobachten ist. Sowohl der "Randeffekt" als auch das Fallenlassen bzw. Hüpfen wurden auf rauen Unterlagen nicht beobachtet.

Unter dem Binokular kann man verfolgen, daß das Anlegen der Pulvillen an die Unterlage an der Pulvillusspitze beginnt und sich nach proximal fortsetzt. Während des Anlegens werden häufig die parallel nach vorne gestreckten Vorderbeine mehrmals nachgreifend zum Tier herangezogen.

Bei ungestörtem kopfunter Gehen oder Sitzen an einer überhängenden Glasplatte werden nie alle Pulvillen aufgesetzt, meist bilden nur drei oder vier Beine direkte Kontaktflächen mit der Unterlage aus.

Der Abhebevorgang erfolgt vom proximalen Pulvillusende her in umgekehrter Abfolge wie der Anlegevorgang. Er läuft in der Regel schneller und ruckhafter ab, was die Beobachtung etwas erschwert.

2.2 Morphologie und Ultrastruktur der Pulvillen

2.2.1 Material und Methode

Folgende Arten wurden für die licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen herangezogen: Calliphora erythrocephala, Calliphora vomitoria, Protophormia terrae-novae, Echinomyia fera (1 Exemplar) Musca domestica, Muscina assimilis, Polietes lardaria, Phaonia variegata, Phorbia spec. (1 Exemplar), Neuroctena anilis und -als systematisch weiter entfernte Art- eine undeterminierte Asilide (1 Exemplar).

Calliphora erythrocephala und Protophormia stammten aus Zuchten des Zoologischen Institutes München, Musca domestica aus einer Zucht der TU München-Weihenstephan, Abt. Zoologie, Parasitologie und Fischbiologie. Alle anderen Arten waren Freilandfänge.¹⁾

Nur bei Calliphora wurden durchgehend alle beschriebenen Details untersucht. Bei den anderen Arten wurden jeweils nur Teilaspekte betrachtet (v.a. lichtmikroskopisch).

Lichtmikroskopie. Alkoholfixierte Totalpräparate wurden mit Methylbenzoat aufgehellert und in Caedax eingeschlossen. Von Bouin-fixiertem, in Paraplast eingebettetem Material wurden 5 µm dicke Schnitte angefertigt und mit der Bindegewebsfärbung nach Mallory oder mit Hämalaun-Eosin gefärbt. Von kunststoff-eingebettetem Material (Fixierungsgang siehe bei Elektronenmikroskopie) wurden 1 µm dicke Semidünnschnitte angefertigt. Sie wurden mit Toluidinblau, mit Methylenblau-Azur II, mit Methylenblau-Azur-basisches Fuchsin oder mit p-Phenylendiamin (Darstellung der Lipidtropfen) angefärbt. Sehr gute Präparate ergab eine sukzessive Doppelfärbung mit p-Phenylendiamin (7 min.) und Toluidinblau (1 min.).

Fluoreszenzmikroskopie. Für die Resilinprüfung (s.S.30) wurden 10 µm dicke Gefrierschnitte von formaldehyd-fixiertem Material hergestellt und unter Glycerin im Fluoreszenz-Mikroskop im kurzwelligen UV betrachtet. Als Vergleichspräparat für Resilin wurden als "klassische" Resilinstrukturen die Flügelgelenke des Vorderflügels von Schistocerca gregaria angefertigt (WEIS-FOGH 1960).

Raster-Elektronenmikroskopie. Ganze Tarsen wurden in 5%igem Glutaraldehyd fixiert, in der Äthanolreihe entwässert und entweder luftgetrocknet oder einer Critical-point-Trocknung unterworfen. Nach Sputtern mit Gold (ca. 200 Å) wurden die Präparate bei 15 oder 30kV mit einem Cambridge SEM Mark 2A oder mit einem Novascan 30 betrachtet.²⁾

Transmissions-Elektronenmikroskopie. Die Pulvillen mußten längshalbiert werden, da das Epithel sehr schwer zu fixieren war (Um-

- 1) Für die Bestimmung der meisten Freilandfänge danke ich Herrn Dr.F.Kühlhorn von der Zoologischen Staatssammlung, München.
- 2) Für die technische Hilfe am Cambridge SEM Mark 2A danke ich Frau M.Werner.

hüllung mit dicker Kutikula, Verbindung von Prätarsus- und Pulvillulumen sehr schmal, ca. 2 μm Durchmesser). Die halbierten Pulvillen wurden im Standardfixierungsgang in phosphatgepuffertem 5%igem Glutaraldehyd und 2,5%igem Osmiumtetroxid fixiert und über die Äthanolreihe und Propylenoxid in Durcupan ACM (Fluka) oder in ERL-4206 nach SPURR (1969) eingebettet. Am LKB Ultratome III wurden mit Glas- und Diamantmessern goldene bis silberne Schnitte angefertigt und auf Pioloform-Folien aufgenommen. Sie wurden mit Uranylacetat und Bleicitrat doppelkontrastiert und an einem Zeiss EM 9 S betrachtet.

2.2.2 Eidonomie

Der Prätarsus der Brachyceren trägt paarige Krallen, paarige Pulvillen und ein unpaares Empodium.

Der Prätarsusstamm entspringt aus einer ventralen Einbuchtung des Tarsalgliedes 5. Ventrolateral gliedern sich die Pulvillen ab, dorsomedian die Krallen. Die Ventralwand des Prätarsusstammes wird vom Unguitractor gebildet, der nach distal in ein lang borstenförmiges Empodium ausläuft (Abb. 1b, ep).

Über die Morphologie der Brachycerenpulvillen gibt es eine ganze Reihe sehr widersprüchlicher Angaben, vorwiegend in Arbeiten mit anderem Untersuchungsschwerpunkt, häufig als Nebenprodukte (DEWITZ 1883; DAHL 1884; SIMMERMACHER 1884 b; OCKLER 1890; HAYES + LIU 1947; SARKARIA + PATTON 1949; LEWIS 1954; WIESMANN 1957; WHITTEN 1969). Direkt mit der Pulvillenmorphologie befassen sich die Arbeiten von DAHL (1885) und HASENFUSS (1977). Bei der folgenden Beschreibung der Eidonomie der Pulvillen von Calliphora wird nicht gesondert darauf hingewiesen, wenn Einzelbeobachtungen, die sich mit den hier beschriebenen decken, bereits in früheren Arbeiten vorliegen.

Die Pulvillen von Calliphora sind im Grundriß längsoval (Länge 280 - 320 μm , Breite 230 - 260 μm) (Abb. 1b). Sie sind proximal etwa 120 μm hoch und flachen nach distal und lateral stark ab. Die flachen Partien bilden einen lappenartigen, transparenten Saum von etwa 3 - 4 μm Höhe um den Medianbereich (Abb. 1a, sr; Abb. 1c, sr; vgl. auch Schema Abb. 3).

Die Pulvillen sind bei männlichen und weiblichen Tieren gleich ausgebildet. Ihre Größe nimmt von den Vorder- zu den Hinterbeinen geringfügig zu.

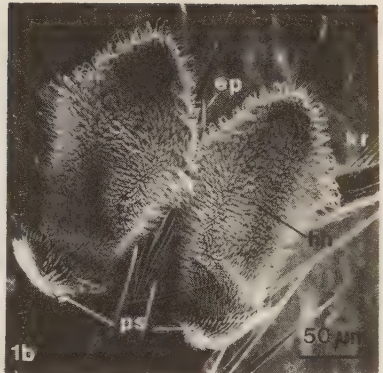
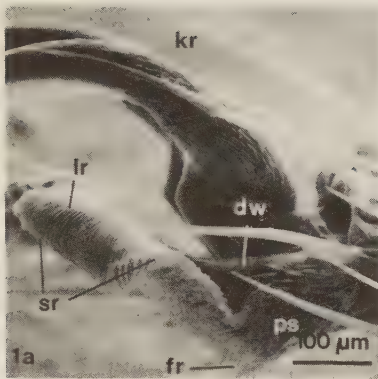


Abb. 1a) Habitus der prätersalen Region, seitlich (Cambridge SEM)
Die lappenartige Saumregion ist distal nach unten umgerollt.

Abb. 1b) Habitus der Pulvillen von ventral, Hafthaare (Cambridge SEM)



Abb. 1c) Habitus der Pulvillen von dorsal (Novascan). Beachte die gegabelten Randhaare (Pfeile).

Der Pulvillus besteht aus drei Elementen, einem Proximalklerit, der Dorsal- und der Ventralwand.

Das kräftige Proximalklerit (Abb. 1a,b, ps), das den Pulvillus kappenartig nach hinten abschließt, erhebt sich senkrecht auf der ebenen Ventralwand, wodurch eine Art "Ferse" entsteht (Abb. 1a, fr;

vgl. auch Abb. 4). Das Proximalklerit ist mit kräftigen Borsten besetzt.

Die Dorsalwand trägt Längsrippen (Abb. 1a, 1r; Abb. 1c), die von proximal median nach distal und lateral divergieren. Im Medianbereich (s.u.) sind die Rippen dunkelbraun, auf den Saumpartien setzen sie sich hell transparent und abflachend fort. Jede Rippe endet am Pulvillusrand in einem gegabelten Haar (Abb. 1c, Pfeile). Als "Medianbereich" wird der gesamte hohe Bereich innerhalb der Saumpartien definiert (Abb. 3b, mp). Die dunkelbraunen Längsrippen des Medianbereichs werden im folgenden als Hauptlängsrippen (Abb. 1c, 1rh), die hellen der Saumpartien als Nebenlängsrippen (Abb. 1c, 1rn) bezeichnet (auch wenn die Neben"längs"rippen divergieren, so daß sie teilweise fast quer zur Pulvilluslängsachse verlaufen). Die Aufrißform (Querschnitt) des Medianbereichs ist proximal relativ einheitlich (wie in Abb. 3b dargestellt, mit einer leichten Medianeinsenkung), distal dagegen variabel. Am häufigsten findet man in Querschnitten des distalen Pulvillusbereichs eine ausgeprägte mediane Einsenkung (Abb. 3b), es kommen aber auch zwei laterale Einsenkungen oder völlig unsymmetrische Einsenkungs- bzw. Aufwölbungsformen vor.

Die Ventralfläche ist mit Hafthaaren besetzt, die in Querreihen von etwa 3 µm Abstand angeordnet sind. Die Haare der einzelnen Reihen stehen jeweils auf Lücke mit denen der vorhergehenden und folgenden Reihe. Jeder Pulvillus trägt etwa 5000 Hafthaare (Abb. 1b). Jedes Haar gliedert sich in drei Regionen: eine erweiterte Basis, einen langen, dünnen Schaft (10 - 11 µm Länge im proximalen, bzw. bis 15 µm Länge im distalen Pulvillusabschnitt) mit einem Durchmesser von etwa 1 µm, sowie eine spatelförmige Endplatte (im folgenden "Sohle" genannt), die gegen den Schaft um etwa 60° nach vorne abgebogen ist (Abb. 2, so). Die Lagebeziehungen im Bereich der Haarbassen sind sehr kompliziert und erst an Schnittpräparaten klar zu überblicken (vgl. S. 12 und Abb. 4). Am Totalpräparat ist zu erkennen, daß die Haarbassen seitlich verbreitert und mit den benachbarten Basen zu Querreihen verwachsen sind. Die Haarschäfte zeigen an ihrer Hinterseite Längsstrukturen. In Raster-EM-Präparaten sind in verschiedenen Zonen des Schaftes Rinnen bzw. Wülste zu erkennen. An Schaftquerschnitten waren nur Rinnen zu finden (vgl. Abb. 32). An den Sohlen treten bei rasterelektronenmikroskopischen Präparaten Längswülste auf (Abb. 2). Es scheint sich dabei um Trocknungsartefakte

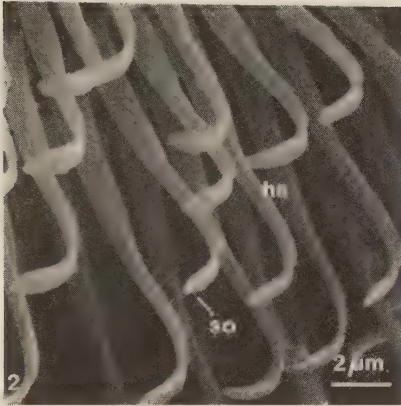
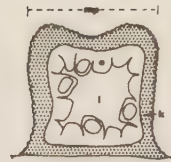
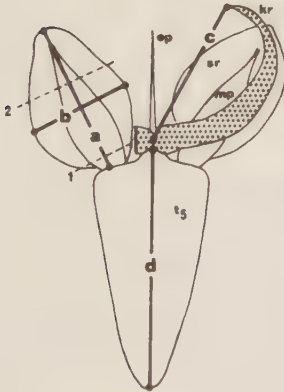


Abb. 2) Hafthaare von
Calliphora (Novascan)



1 (proximal)



2 (distal)

- Abb. 3a) Schema der prätersalen Region einer Brachycere (linke Krallen abgeschnitten).
Lage der Meßstrecken, die zur Charakterisierung der Größenverhältnisse bei den einzelnen untersuchten Arten dienen.
- | | |
|---------------------|---------------------------------|
| a = Pulvilluslänge | c = Krallen"länge" (Spannweite) |
| b = Pulvillusbreite | d = Länge von Tarsalglied 5 |
- Die Strecken 1 und 2 geben die Schnittebenen der Querschnitte in Abb. 3b an.

- Abb. 3b) Querschnitte durch den Pulvillus im proximalen und distalen Bereich, schematisch. Die Dorsalrippen sind im Verhältnis zu groß, die Saumregion ist zu hoch gezeichnet.

zu handeln. Auf Dünnschnitten ist die Sohlenfläche glatt, nur der Rand ist geringfügig erhoben.

Die Pulvilleneidonomie der anderen betrachteten brachyceren Fliegen ist sehr ähnlich. Der Bau der Hafthaare mit basaler Erweiterung, langem, dünnen Schaft und verbreiteter Endsohle entspricht dem bei Calliphora, nur die Form der Sohlen variiert leicht. Anordnung und Menge der Haare pro Flächeneinheit sind ebenfalls gleich. Unterschiede ergeben sich in der Form der Pulvillen und im Verhältnis der Größen von Pulvillen, Krallen und Tarsalglied 5. Es wurden vier Meßstrecken gewählt, anhand derer die Größenverhältnisse verglichen wurden (Abb. 3a). Die Strecken wurden an Totalpräparaten im optischen Schnitt gemessen. Als relatives Maß für die Pulvilllänge wurde das Längenverhältnis Tarsalglied 5 zu Pulvillus ($d:a$), als relatives Breitenmaß Pulvilllänge zu Pulvillbreite ($a:b$) errechnet. Außerdem wurde das Längenverhältnis von Kralle und Pulvillus ($c:a$) bestimmt. Tab. 1 gibt die gemessenen Werte und errechneten Verhältniszahlen für die Cyclorrhapha wieder. In der Tabelle sind außerdem die Längenmaße für die Hafthaare aufgenommen, die nicht am Totalpräparat, sondern an Schnitten gemessen wurden. Als relative Länge der Hafthaare wird Hafthaarlänge zu Pulvilllänge ($HH : a$) definiert.

Die Tabelle zeigt, daß die Meßgrößen nicht miteinander korreliert sind. Die Pulvillen können schmal und kurz (Phaonia, Neuroctena), aber auch schmal und sehr lang sein (Muscina). Die Gattung Calliphora hat besonders breite Pulvillen. Die Krallen sind im Verhältnis zum Pulvillus bei Echinomyia und Musca besonders lang. Im Verhältnis zur Pulvilllänge sind die Hafthaare bei Echinomyia auffallend kurz, bei Neuroctena extrem lang.

Die Tabelle zeigt außerdem, daß die Größenrelationen der prätersalen Region nicht familientypisch sind (Spalte 2). Selbst innerhalb der Gattung Calliphora hat C. vomitoria deutlich breitere, gedrungene Pulvillen als C. erythrocephala.

2.2.3 Lichtmikroskopische Befunde

In die Pulvillen, die ventrale Ausstülpungen des Prätersusstammes darstellen, setzen sich Lumen und epitheliale Auskleidung des Prätersusstammes fort (vgl. DAHL 1985). Das Lumen reicht allerdings nur in den proximalen Abschnitt des Pulvillus hinein. Es wird von 70 - 90 epithelial angeordneten Zellen umschlossen und von Tracheen, die die Epithelzellen versorgen, durchzogen. Weitere

Art		a	b	c	d	d:a	a:b	c:a	HH	HH:a
<i>Calliphora erythrocephala</i>	C	300	245	330	390	1,3	1,2	1,1	13	0,04
<i>Calliphora vomitoria</i>	C	265	250	340	400	1,5	1,1	1,3	14	0,05
<i>Protophormia terrae-novae</i>	C	230	133	310	370	1,6	1,7	1,3	15	0,07
<i>Echinomyia fera</i>	T	535	310	740	435	0,8	1,7	1,4	18,5	0,03
<i>Muscina assimilis</i>	M	400	200	410	425	1,1	2,0	1,0	17,5	0,04
<i>Musca domestica</i>	M	145	103	205	355	2,5	1,4	1,4	15,5	0,1
<i>Polietes lardaria</i>	A	325	230	310	460	1,4	1,4	0,95	17,5	0,05
<i>Phaonia variegata</i>	A	155	77	200	310	2,0	2,0	1,3	13	0,08
<i>Phorbia spec.</i>	A	310	155	310	540	1,7	2,0	1,0	15,5	0,05
<i>Neuroctena anilis</i>		155	77	185	355	2,3	2,0	1,2	26	0,17

Tab. 1) Größenverhältnisse im prätersalen Bereich bei einigen cyclorrhaphen Fliegen.

Alle Längenangaben sind Mittelwerte in μm .

Die Kleinbuchstaben beziehen sich auf die in Abb. 3a dargestellten Meßstrecken.
HH = Länge der Hafthaare.

Die Großbuchstaben in Spalte 2 geben die Familienzugehörigkeit der calyptraten Fliegen an (*Neuroctena* gehört zu den Acalyptrata).

A = Anthomyiidae M = Muscidae

C = Calliphoridae T = Tachinidae

gewebige Elemente sind nicht vorhanden. Der Pulvillus enthält weder Muskeln noch Nerven. Auf das Fehlen von Nerven wies schon LEWIS (1954) hin. Der zellige Anteil des Pulvillus umfaßt etwa das

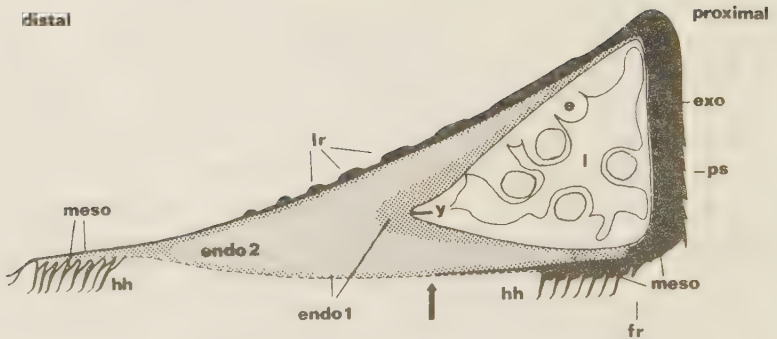


Abb. 4) Pulvillus, medianer Längsschnitt, schematisch. Verteilung von Lumen, Epithel und Kutikulatypen. Die zwei Typen von Hafthaaren sind nur jeweils am distalen und proximalen Pulvillusende eingetragen. Sowohl die Hafthaare als auch die Zwischenräume sind zu breit gezeichnet. Der Pfeil markiert die Übergangszone zwischen den beiden Hafthaartypen. "y" kennzeichnet den distalsten Bereich des Pulvillusepithels, der sich in mancher Hinsicht vom übrigen Epithel unterscheidet. Er wird im Text als "Spitzenbereich" des Epithels (jeweils mit Hinweis: y, Abb. 4) bezeichnet.

proximale Drittel, der übrige Innenraum ist von Kutikula erfüllt (Abb. 4).

Die räumlichen Verhältnisse im Bereich der Haarbassen sind an Schnitten klar erkennbar. Die Vorderseite der Haarbassen (= die zum distalen Pulvillusende zeigende Seite) ist gerade und leicht gegen die Ventralfläche nach vorne geneigt (Winkel mit der Ventralfläche $70 - 80^\circ$). Die Hinterseite (= die zum proximalen Pulvillusende zeigende Seite) ist blasig aufgetrieben und ebenfalls nach vorne geneigt, so daß eine "Schulter" entsteht (Abb. 26, s). An der Hinterseite jeder Schulter reicht eine tiefe, schmale Tasche bis auf die Ventralwand (Abb. 26, ta).

Die Schultern sind im proximalen und distalen Pulvillusabschnitt verschieden stark ausgeprägt. Proximal sind die Haarbassen flach, "gestaucht", so daß eine sehr ausgeprägte Schulterregion entsteht, die nahezu parallel zur Ventralwand verläuft (Abb. 26). Die Haarbassen im distalen Pulvillusabschnitt sind höher, schmaler und mehr

senkrecht aufgerichtet, die Schulter ist weniger ausgeprägt. Der Übergang zwischen beiden Ausbildungsformen ist sukzessiv. Die verschiedene Ausbildung ist in Abb. 4 schematisch dargestellt. Der Pfeil kennzeichnet etwa den Übergangsbereich zwischen den beiden Formen.

Bei den Vergleichsarten ist sowohl die Verteilung von Lumen, Epithel und Kutikula als auch die spezifische Ausbildung der Haarbasen im proximalen und distalen Pulvillusabschnitt völlig entsprechend. Lediglich bei einer Art, Neuroctena anilis, die extrem lange Hafthaare besitzt, ist die proximale Form mit der langen, oberflächenparallelen Schulter bis zur Pulvillusspitze hin ausgebildet.

2.2.3.1 Sekretorische Epithelien im Prätarsus und Tarsalglied 5

Pulvillusrüse. Als Pulvillusrüse wird die gesamte epitheliale Umhüllung des Pulvilluslumens bezeichnet. Im Pulvillusepithel findet man verschiedene Zellformen: Gruppen flacher Zellen (Höhe ca. 2 - 3 μm) und Gruppen hoher, knollenförmig in das Lumen hineinragender Zellen (Höhe bis 17 μm) (vgl. Schema, Abb. 4, e). Halbhohe Zellen werden als Übergangsformen gedeutet. Die Verteilung der Zellformen ist bei jedem Präparat anders und läßt kein System erkennen. Es handelt sich bei den Zellformen offensichtlich um Zustände verschiedener Zellaktivität in einem metachron arbeitenden Sekretionsgewebe. Ein Drittel bis die Hälfte der Zellen liegt jeweils im "hohen" Zustand vor. Sie zeigen lichtmikroskopisch Charakteristika sekretorischer Zellen. Wie auch DAHL (1885) angibt, besitzen sie große Kerne (8 - 10 μm Durchmesser) mit großen Nucleoli und dichtes, granuläres Plasma. Einige wenige Zellen besitzen besonders große Kerne (bis 12 μm Durchmesser); ihr Plasma ist lockerer strukturiert.

Sowohl die flachen wie auch die hohen Zellen enthalten in ziemlich gleichmäßiger Verteilung viele Lipidtropfen (identifizierbar durch Schwarzfärbung mit p-Phenylendiamin) und viele nicht anfärbbare rundliche Einschlüsse etwa gleicher Größe. Gegen das Lumen zu (basal) liegen alle Zellen einer Basalmembran auf, apikal ist keine scharfe Grenze zur Kutikula zu sehen, sondern ein "verschmiert" wirkender Saum, der in manchen Präparaten eine feine Streifung senkrecht zur Zelloberfläche erkennen läßt ("Stäbchensaum"). Zell-

grenzen sind apikal niemals, basal selten zu erkennen. Sekretausführgänge sind nicht vorhanden.

Tarsaldrüse, Sehnendrüse (Abb. 5, td, sd). Den Namen "Tarsaldrüse" führte WIESMANN (1957) ein. Dieser Name wird im folgenden für das Epithel im Tarsalglied 5 verwendet, das die verengte Austrittsstelle des Prätersusstammes umgibt. Dieser Bereich beinhaltet in jedem Fall die "Tarsaldrüse" von WIESMANN, der ihre Lage nur an einem Schnittbild zeigte, ohne im Text näher darauf einzugehen. Als Sehnendrüse wird hier das Epithel bezeichnet, das der homogenen Endokutikula, die die Sehne umgibt (Abb. 5, endo2; vgl. S. 16), dorsal aufliegt.

Die Zellen der Tarsaldrüse sind relativ einheitlich ca. 15 μm hoch. Sie haben große Kerne (bis 8 μm Durchmesser) mit Nucleoli, dichtes Plasma mit zahlreichen nicht anfärbbaren Vesikeln und Vakuolen und einen apikalen Stäbchensaum. Lipidtropfen wurden nie gefunden. Sekretausführgänge sind nicht vorhanden. Das deckt sich mit den Angaben von HASENFUSS (1977) für Musca domestica.

Die Zellen der Sehnendrüse ähneln denen der Tarsaldrüse in Struktur, Inhalt und Größe.

Auffälliges Unterscheidungsmerkmal der Tarsal- und Sehnendrüse einerseits gegenüber der Pulvillusdrüse andererseits ist das Fehlen von Lipidtropfen.



Abb. 5) Proximaler Prätersusabschnitt und Tarsalglied 5, mediosagittaler Längsschnitt, Lichtmikroskop (Doppelfärbung mit p-Phenylendiamin und Toluidinblau). Beachte die homogene Endokutikula (endo 2) und die Tarsal- und Sehnendrüse (td, sd).

2.2.3.2 Kutikula

Die Darstellung der verschiedenen Kutikulatypen erfolgte anhand der Bindegewebsfärbung nach Mallory. Für ihre Benennung wird in folgenden die Terminologie von RICHARDS (1951) herangezogen.

Das Proximalsklerit ist ca. 16 μm dick. Auf eine dünne, gelbe Exokutikula (etwa 4 μm , Abb. 4, exo) folgt nach innen eine breite, rot-gelbe Mesokutikulazone von ca. 11 - 12 μm Dicke. Die darunterliegende (blaue) Endokutikula ist extrem dünn.

Dorsal- und Ventralwand des Pulvillus werden von einer zusammenhängenden Mesokutikulaschicht bedeckt (Abb. 4, meso). Dorsal bildet die Mesokutikula die Längsrippen und darunter eine zusammenhängende Lage von 0,5 μm (lateral) bis 2,5 μm (median) Dicke. Die "Grate" der Hauptlängsrippen (s.S. 8) bestehen aus Exokutikula. Sie erscheint in Längsschnitten leistenartig auf die rote Mesokutikula aufgesetzt (Abb. 4, lr), in Querschnitten ist sie im proximalen Pulvillusbereich zapfenartig in die Mesokutikula eingelassen (vgl. Abb. 28), im weiteren Verlauf der Rippen nach distal liegt sie der Mesokutikula nur noch kappenartig auf und verstreicht dann schließlich ganz. In der Saumregion bestehen die Längsrippen nur aus Mesokutikula.

Auf der Ventralseite ändern sich die Mesokutikulastrukturen von proximal nach distal. Proximal bestehen die gesamten Haarbasen und eine schmale darunterliegende Schicht aus Mesokutikula. Distal umläuft die Mesokutikula nur als dünne Begrenzungslinie (0,4 μm) die Haarbasen (Abb. 4, meso). Das Zurücktreten der Mesokutikula aus den Haarbasen ist korreliert mit der Veränderung ihrer Form von proximal nach distal (vgl. S. 12). Der Pfeil in Abb. 4 markiert also auch die Übergangszone von den proximalen, mesokutikula-gefüllten zu den distalen Haarbasen mit anderer Füllung (s.S.16).

Über die Kutikula des Haarschaftes läßt sich nach lichtmikroskopischen Präparaten keine sichere Aussage machen, da bei ihrer Zartheit farbige Beugungseffekte am Rand und tatsächliche Anfärbung schwer zu trennen sind.

Auf die Mesokutikula folgt nach innen eine leuchtend blaue Endokutikula, die zum Teil in Lamellen-, zum Teil in Strangform vorliegt ("lamelläre" Endokutikula, Abb. 4, endo 1). Sie füllt im proximalen Pulvillusbereich den Zwischenraum zwischen Mesokutikula

und Epithel völlig aus ($2 - 3 \mu\text{m}$). In dem Bereich, wo das Epithel sich weiter von der Oberfläche entfernt (vgl. Abb. 4), gliedert sie sich in zwei etwa gleich starke Partien auf, von denen die eine oberflächenparallel weiterverläuft, während die andere in Form lockerer Einzelstränge den Epithelbereich umzieht. In Abb. 4 sind keine Stränge eingezeichnet, sondern der gesamte Bereich, in dem die Stränge verlaufen, ist mit dem Raster für endo 1 gekennzeichnet.

Den gesamten Pulvillusinnenraum zwischen der oberflächenparallelen und der epithelumgreifenden lamellären Endokutikula füllt eine homogene Kutikula aus, die sich ebenfalls blau färbt, jedoch heller als die lamelläre Endokutikula ("homogene" Endokutikula, Abb. 4, endo 2). Eine homogene Kutikula gleichen Aussehens kommt im Prätarsusstamm und im Bereich der Tarsaldrüse vor, und umgibt außerdem bis etwa zur Mitte des Tarsalgliedes 5 die Sehne wie ein Polster (Abb. 5, endo 2). Sie sendet fingerförmige, verzweigte Ausläufer in die Tarsal- und in die Sehndrüse. Die homogene Füllung der Haarbasen im distalen Pulvillusabschnitt läßt sich nicht nach RICHARDS typologisieren, da sich bei $5 \mu\text{m}$ dicken Paraplastschnitten Innenraum und Mesokutikulaumrandung optisch nicht trennen lassen. Bei kunststoff-eingebetteten Semidünnschnitten zeigt die Füllmasse bei allen angewandten Färbemethoden eine ähnliche Färbung wie die homogene endo 2, nur etwas heller. Im Schema (Abb. 4) sind die distalen Haarbasen ohne eigenes Rastersymbol "leer" gelassen.

Das Verteilungsmuster der Mesokutikula in den Haarbasen ist bei allen Vergleichsarten in gleicher Weise zu beobachten, auch bei Neuroctena, wo die Haarbasen im distalen Pulvillusabschnitt den gleichen Umriß haben wie die im proximalen.

2.2.4 Elektronenmikroskopische Befunde

2.2.4.1 Pulvillusdrüse

Die Zellen der Pulvillusdrüse liegen einer etwa $0,04 - 0,05 \mu\text{m}$ dicken Basalmembran auf. Sie sind stark miteinander verzahnt und im apikalen Drittel durch septierte Desmosomen miteinander verbunden. Die dorsalen und ventralen Zellen bilden apikal flache Ausläufer in Richtung auf die Pulvillusspitze hin aus, die sich

jeweils zwischen die distale Nachbarzelle und die Kutikula schieben. Diese Überschiebung von Zellausläufern ist besonders ausgeprägt im "Spitzenbereich" (Abb. 4, y) des Epithels, wo die Ausläufer mehrerer Zellen eng miteinander verzahnt den schmalen Bereich zwischen Kutikula und Lumen ausfüllen. Das Lumen ist in diesem Bereich röhrenartig verschmälert (Durchmesser etwa $0,1\ \mu\text{m}$) und zieht distal bis fast an die Kutikula (Abb. 6, l). In den Kontaktzonen mit der Kutikula bilden die Epithelzellen (mit Ausnahme degenerierender Zellen) einen Faltenaum aus.

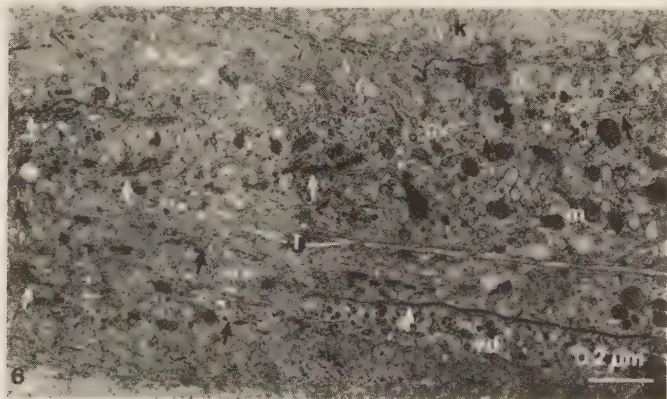


Abb. 6) Aus dem "Spitzenbereich" (Abb. 4, y) des Pulvillusepithels, Längsschnitt.
Beachte die Verzahnung flacher Zellausläufer (weiße Pfeile) und das röhrenartige Lumen (l). Die Mikrotubuli (schwarze Pfeile) sind in Pulvilluslängsrichtung angeordnet. Der Faltenaum ist tangential getroffen.

Die flachen Zellen (vgl. S.13) sind auffallend elektronendicht (Abb. 7). Sie sind dicht gefüllt mit freien Ribosomen, lamellärem oder tubulärem endoplasmatischem Retikulum und Mitochondrien mit dunkler Matrix. Außerdem kommen Lipidtropfen und dense bodies vor. Die länglich-ovalen Kerne liegen zentral in der Zelle. Sie besitzen Nucleoli, ihr Chromatin ist großenteils randständig angeordnet. Auffälligstes Merkmal der flachen Zellen ist das extrem ausgebildete basale Labyrinth, dessen stark aufgeweitete extrazelluläre Elemente ($0,2 - 0,25\ \mu\text{m}$ breit!) das basale Drittel der Zellen bis zum Kern hin durchziehen (Abb. 7, bl).

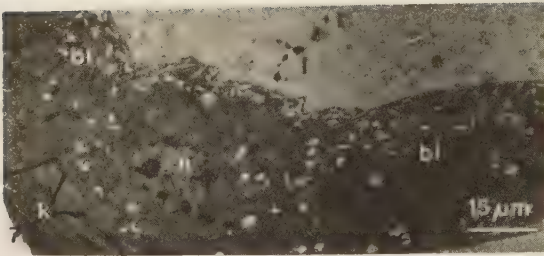


Abb. 7) Zone flacher Zellen, Längsschnitt. Beachte das stark entwickelte basale Labyrinth.

Die hohen, knollenförmigen Zellen (vgl. S. 13) sind elektronenlichter und lassen meist eine deutliche Polarität erkennen: die Kerne liegen im basalen Abschnitt der Zelle, der ansonsten kaum Organellen enthält. Apikal häufen sich die Organellen, vor allem die Mitochondrien (Abb. 8; Abb. 23). Das basale Labyrinth ist ebenso ausgedehnt wie in den flachen Zellen, allerdings sind die extrazellulären Räume schmalröhrig oder -lamellär (durchschnittlich $0,04 \mu\text{m}$ breit) (Abb. 9, bl). Abgesehen von diesen Gemeinsamkeiten sind die hohen Zellen unterschiedlich strukturiert.

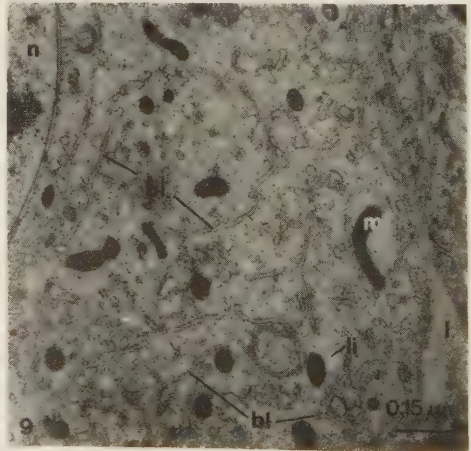


Abb. 8) Hohe Zelle, Längsschnitt. Beachte die Ansammlung von Mitochondrien im apikalen Zellbereich.

Abb. 9) Schmallumiges basales Labyrinth einer hohen Zelle (Ausschnitt aus Abb. 8)

Eine Klassifizierung ist am ehesten anhand der Menge und der Anordnung des rrr möglich. Etwa 75 % der hohen Zellen enthalten rrr in Form schmallumiger Lamellen. Abb. 23 zeigt die typische Anordnung dieser Lamellen: im basalen (= Kern-) Bereich sind sie sehr lang, locker und unregelmäßig verteilt und bilden manchmal komplizierte "Muster" aus (Abb. 23, rechts oben). Apikal sind die rrr-Elemente dichter gepackt und meist etwas kürzer. Häufig steht das rrr in Verbindung mit der Kernhülle (Abb. 23, Pfeile). Neben diesem Hauptzelltyp kommen Zellen vor, die nahezu keine rrr-Elemente, sondern fast nur freie Ribosomen enthalten (Abb. 9), außerdem Zellen, die kleinvesikuläres rrr enthalten und schließlich Zellen mit lamellärem rrr, das in Reihen parallel zur Längsachse der Zelle angeordnet ist. Bei diesem Zelltyp sind alle Zellorganellen, vor allem Mikrotubuli und Mitochondrien, entsprechend längsparallel ausgerichtet.

Die Struktur und Anordnung der übrigen Zellorganellen in den hohen Zellen ist nicht spezifisch für die einzelnen Zelltypen.

Die Kerne sind groß (Längsachse 4 - 8 μm), glattrandig oval, bisweilen leicht gelappt. Sie enthalten ein bis mehrere Nucleoli. Das Chromatin ist in Einzelschollen regellos über den Kern verteilt, selten randständig. Vereinzelt treten Riesenkerne auf (Durchmesser 11 - 12 μm), die tief zerklüftet sind.

Die Mitochondrien sind länglich-oval bis langgestreckt (Länge 0,4 - 1 μm , Breite 0,08 - 0,15 μm) und haben lamelläre und tubuläre Cristae in einer dunklen Matrix. Selten kommen komplizierte, mehrfach gebogene oder becherartige Formen vor.

Golgi-Apparate treten auffallend selten auf. Sie bestehen meist nur aus ein bis zwei Saeculi und einer großen Anzahl heller und dunkler Vesikel. In unmittelbarer Nähe der Golgi-Apparate findet man dense bodies, helle und dunkle multivesikuläre Körper und vereinzelt auch coated vesicles.

Die Oberflächenausstülpungen der apikalen Zellmembran sind nicht fingerförmig, wie zunächst angenommen (BAUCHHENS + RENNER 1977), sondern lamellär. In Anlehnung an STEINBRECHT (1964) wird diese Struktur als Faltensaum bezeichnet. Die Ausbildung der Faltensäume differiert stark. Der "normale" Faltensaum besteht aus langen, schmalen Lamellen (Breite 0,045 - 0,055 μm), die parallel verlaufen (Abb. 10; Abb. 20, fs). Die extrazellulären Zwischenräume

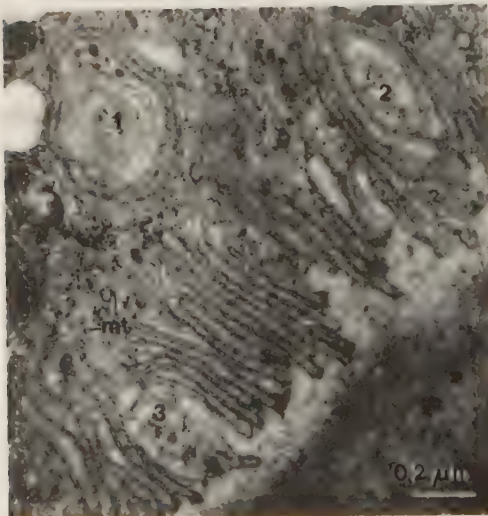
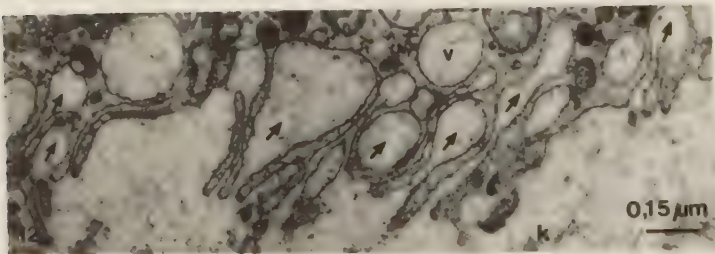
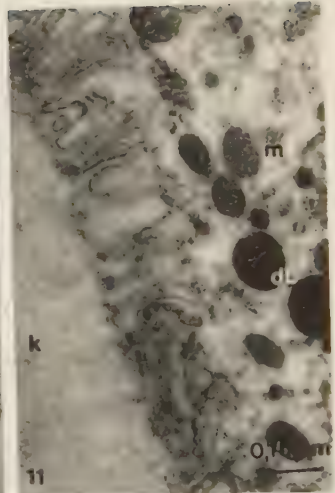
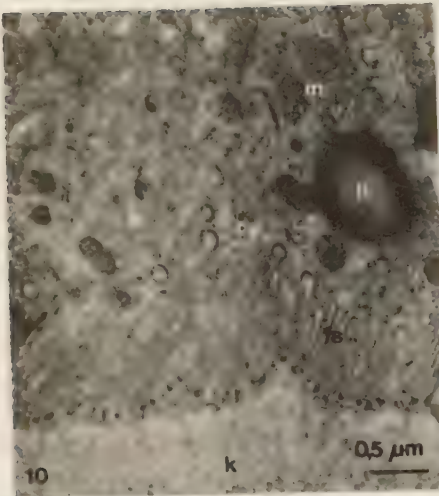


Abb. 10) Regelmäßiger Faltensaum mit angelegerten coated vesicles. Beachte die dunklen Kanten der Falten.

Abb. 11) Gedrungener, unregelmäßiger Faltensaum. Die Falten sind zum Teil tangential getroffen.

Abb. 12) Unregelmäßiger Faltensaum mit "Ampullen" (Pfeile)

Abb. 13) Faltensaum mit membranumhüllten Einschlusskörpern. 1 - 3 geben die angenommenen Ausleitungsphasen an.

sind ca. 0,01 - 0,025 μ m breit. Sie reichen an einigen Stellen tief in die Zellen hinein (Abb. 20, Doppelpfeil). Daneben kommen kurze, "gestauchte" Faltensäume vor, deren extrazelluläre Elemente unregelmäßig geformt und angeordnet (Abb. 11), mitunter auch am Grunde der Falten ampullenartig aufgetrieben sind (Abb. 12). In direkter Nachbarschaft der Faltensäumes findet man in diesen Fällen helle Vesikel gleicher Innenstruktur (sofern es sich dabei nicht um Anschnittfiguren unregelmäßig geformter "Ampullen" handelt!). Bisweilen tritt eine Sonderbildung auf, bei der direkt am Grunde des Faltensäumes helle, membranumhüllte Einschlusskörper liegen, die sich zwischen die Falten eines ansonsten regelmäßigen Faltensäumes zu schieben und nach außen zu öffnen scheinen. Abb. 13 vermittelt den Eindruck verschiedener Phasen eines solchen Vorganges (1 - 3). Bei allen Typen von Faltensäumen sind die apikalen Kanten der Falten elektronendicht. Über regelmäßigen Faltensäumen liegt extrazellulär dichtes fibröses Material (Glycocalyx). In den langen, schmalen Falten sind vereinzelt feine Filamente zu erkennen. Elemente des endoplasmatischen Retikulums (entsprechend den "Zentralkanälen" vieler Mikrovillissäume) treten niemals in die Falten ein.

Mikrotubuli kommen in allen Zelltypen vor. Sie sind meist auf den Faltensaum hin orientiert und nur in den Zellen des "Spitzenbereichs" (Abb. 4, y) unabhängig von der Richtung des Faltensäumes bevorzugt in Pulvilluslängsrichtung angeordnet (Abb. 6, Pfeile). In engem Kontakt mit den Mikrotubuli findet man Mitochondrien und Lipidtropfen (Abb. 20, Pfeil), coated vesicles und verschiedene Typen heller und dunkler Vesikel (Abb. 14; Abb. 24b).

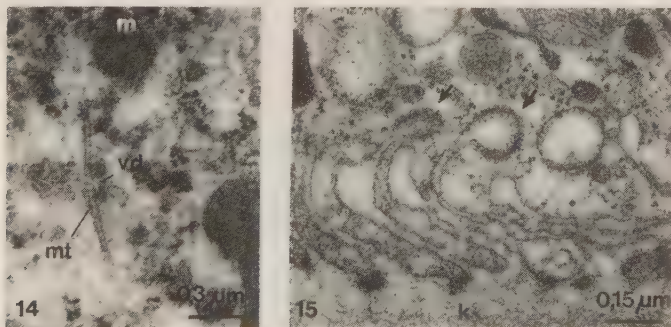


Abb. 14) Transport dunkler Vesikel an Mikrotubuli entlang.

Abb. 15) Öffnungsfiguren von coated vesicles (Pfeile) an einem Faltensaum.

An der Basis der Faltensäume findet man regelmäßig coated vesicles von 0,09 - 0,2 μm Durchmesser. Häufig sind sie in die Zellmembran integriert und nach außen geöffnet (Abb. 10, 15, 20). Kleinere coated vesicles (Durchmesser 0,08 - 0,09 μm) sind bisweilen in der Nähe der Golgizonen zu finden. In ganz wenigen Fällen wurde das Auftreten von coated vesicles im Bereich der basalen bzw. lateralen Zellmembran beobachtet.

Kleine helle und dunkle Vesikel (Durchmesser 0,07 - 0,12 μm) kommen in allen Zelltypen vor (dunkle Vesikel z.B. Abb. 14). Sie treten bevorzugt apikal in der Nähe der Faltensäume und zentral in der Nähe der Golgi-Apparate auf. Sie sind nicht mit den kleineren transition vesicles der Golgizonen zu verwechseln (Durchmesser 0,04 - 0,07 μm). Neben Vesikeln treten große, elektronenlichte Vakuolen auf, die entweder "leer" erscheinen oder eine feinflockige Substanz enthalten. Sie entstehen durch Zusammenfließen kleinerer Vakuolen (Abb. 16, Pfeile). Sie können so dicht gepackt auftreten, daß sie das Plasma einer Zelle weitgehend verdrängen. Dem Aussehen nach handelt es sich um Protein-vakuolen.

Lipid findet man in verschiedenen Ausbildungsformen in allen Zelltypen. Am häufigsten sind Lipidtropfen mit einer Länge von 1,1 bis 1,2 μm . Sie füllen manchmal dicht gepackt ganze Zellen aus (Abb. 17, Abb. 20), treten aber auch einzeln auf. Sie haben meist

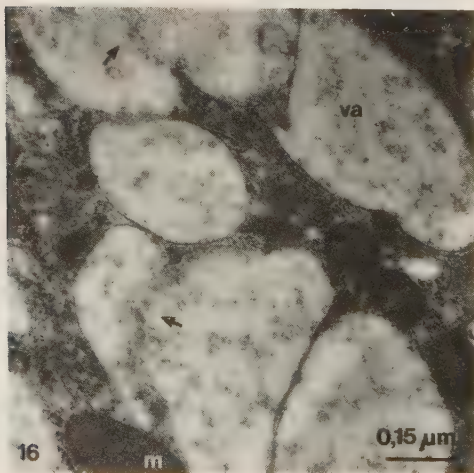


Abb. 16) Proteinvakuolen. Die Pfeile kennzeichnen den Zusammenfluß kleinerer Vakuolen zu größeren Einheiten.

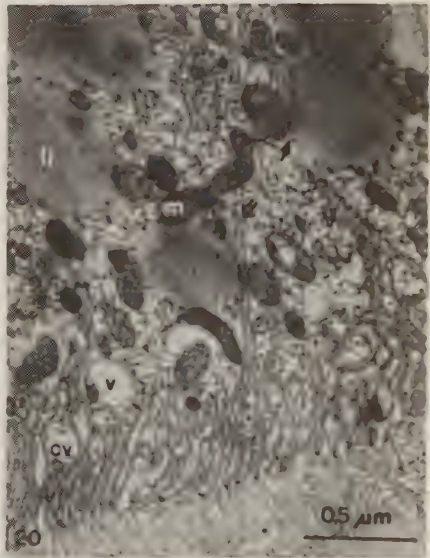
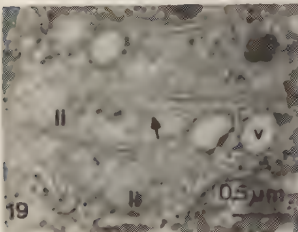
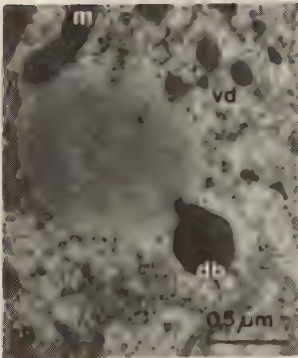


Abb. 17) Übersicht über dicht mit Lipidtropfen gefüllte Zellen aus dem "Spitzenbereich" (Abb. 4, y) des Pulvillusepithels.

Abb. 18) Lipidtropfen in Kontakt mit Mitochondrium und dense body.

Abb. 19) Kleine Lipidtröpfchen und "Schlücke" (Pfeil).

Abb. 20) Lipidtropfen in Kontakt mit Mitochondrien und Mikrotubuli (Pfeil). Der Doppelpfeil kennzeichnet tief in die Zelle ragende Elemente des Faltsaumes in Kontakt mit Lipidtropfen und Mitochondrium.

engen Kontakt zu Mitochondrien (Abb. 18, Abb. 20). Daneben findet man Riesenlipidtropfen (Durchmesser ca. $2\ \mu\text{m}$) und kleine, rundliche Tröpfchen (Durchmesser $0,2 - 0,25\ \mu\text{m}$), die nicht mit Mitochondrien vergesellschaftet sind (Abb. 19, li). In der Nachbarschaft dieser kleinen Lipidtropfen können eigentümliche, schlauchförmige Strukturen von $0,025$ bis $0,05\ \mu\text{m}$ Breite auftreten, deren amorpher Inhalt dem der benachbarten Lipidtröpfchen gleicht (Abb. 19, Pfeil).



Besonders charakteristisch für den Habitus der Pulvilluszellen ist neben den Lipidtropfen das Vorkommen großer Mengen verschieden gestalteter dunkler Körper. Die Haupttypen der vorkommenden dunklen Körper sind:

- a) dichte, strukturarme dense bodies verschiedener Größenordnung (ca. $0,1 - 0,8\ \mu\text{m}$) (Abb. 11; 18; 21, db). Man findet dense bodies häufig in direkter Nachbarschaft von Golgiarealen und assoziiert mit Lipidtropfen (Abb. 18, db).
- b) Lamellenkörper (Abb. 22, lk). Sie sind heller, ca. $0,3 - 0,8\ \mu\text{m}$ lang

Abb. 21) Gehäuftes Auftreten von dense bodies (Sekret?) verschiedener Größe.

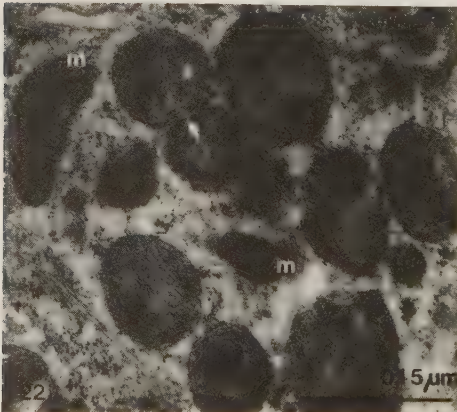


Abb. 22) Lamellenkörper. Der Pfeil kennzeichnet den Zusammenschluß zweier lk.

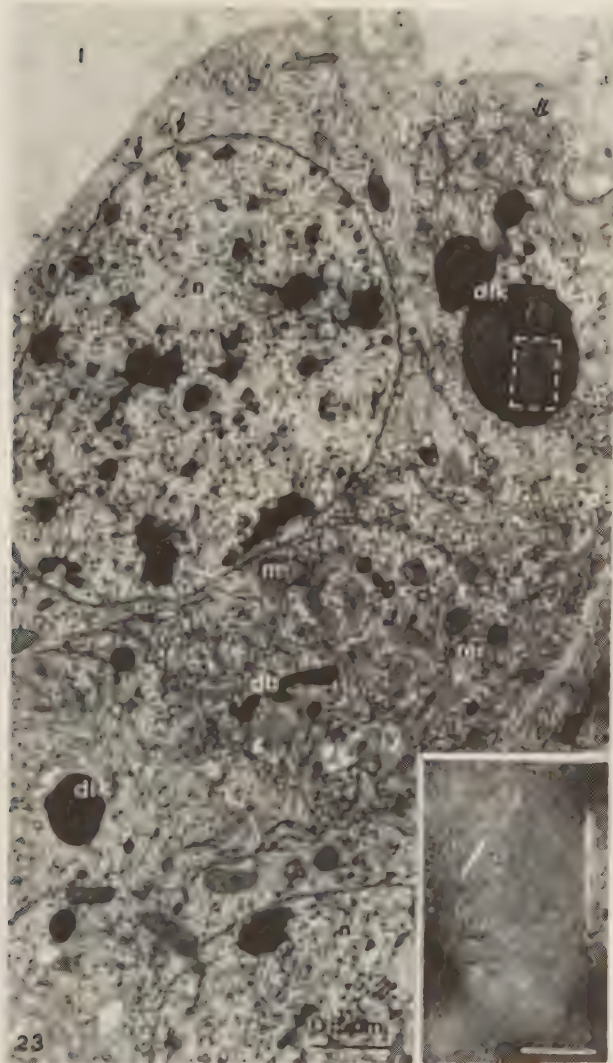
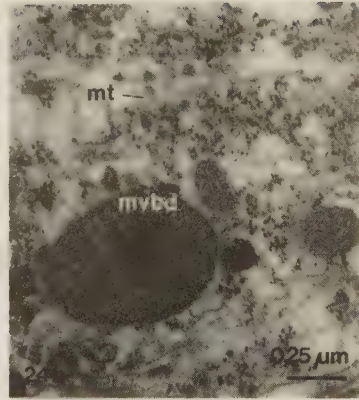
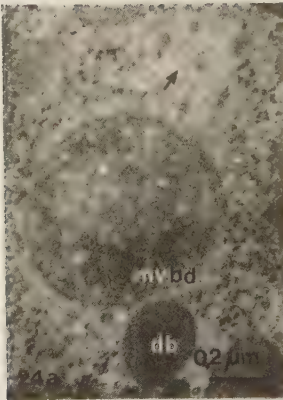
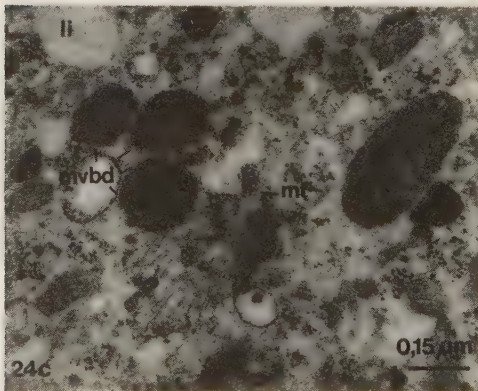


Abb. 23) Übersicht über typische hohe Zelle mit lamellärem rer und dichten Lamellenkörpern. Beachte die rer-"Muster" in der Zelle rechts oben. Eine Lamelle ist tangential getroffen (Doppelpfeil). In der linken oberen Zelle sind Kontaktzonen zwischen rer und Kernhülle zu sehen (Pfeile). Inset: Fingerabdruckartige Lamellenstrukturen aus dem großen dichten Lamellenkörper. Der Maßstrich entspricht 1 µm.



- Abb. 24a) Dunkler multivesikulärer Körper mit mittellichter Matrix und deutlichen Vesikeln. Beachte das benachbarte Vesikelfeld (Pfeil).
- Abb. 24b) Dunkler multivesikulärer Körper mit dichter Matrix. Im linken Abschnitt sind deutliche Vesikel zu sehen, der rechte Abschnitt ist eher granulär strukturiert. Er gleicht dem dunklen granulären Körper in Abb. 24c rechts. Beachte die Mikrotubuli mit den angelagerten Vesikeln.
- Abb. 24c) Dunkle multivesikuläre Körper mit sehr dunkler Matrix und deutlichen Vesikeln.



und zeigen lamelläre, z.T. myelinisierte Innenstrukturen. Kleinere Einheiten verschmelzen offenbar zu größeren Strukturen (Abb. 22, Pfeil). Auch die Lamellenkörper sind meist mit Golgi-Zonen und Vesikelfeldern vergesellschaftet.

- o) Dichte Lamellenkörper (Abb. 23, dlk). Vereinzelt findet man riesige dichte Körper (bis $1,7 \times 1,4 \mu\text{m}$) mit parallel angeordneten lamelloiden Innenstrukturen, die fingerabdruckartige

Muster bilden (Abb. 23, Inset). Die Körper enthalten außerdem helle Spalträume und regellos verlaufende Lamellen.

- d) Dunkle multivesikuläre Körper (Länge $0,35 - 1 \mu\text{m}$). In der dichten, verschiedenen dunklen Matrix der multivesikulären Körper befinden sich helle Vesikel mit einem Durchmesser von etwa $0,025 - 0,04 \mu\text{m}$ (Abb. 24a,b,c, mvbd). Die dunklen multivesikulären Körper treten immer in der Nachbarschaft von Golgi-Apparaten auf und sind stets von verschiedenen Vesikeln und dense bodies umgeben.

Außer den flachen und hohen Zellen findet man im Pulvillus-epithel regelmäßig degenerierende Zellen. Sie sind erkenntlich an einer großen Anzahl von isolation bodies, dense bodies und großen Mitochondrien ($0,6 - 1 \mu\text{m}$ Länge, $0,3 - 0,45 \mu\text{m}$ Breite) mit charakteristischen "Löchern" in der Matrix (Abb. 25, dm). In der Regel haben sie keinen Faltensaum.

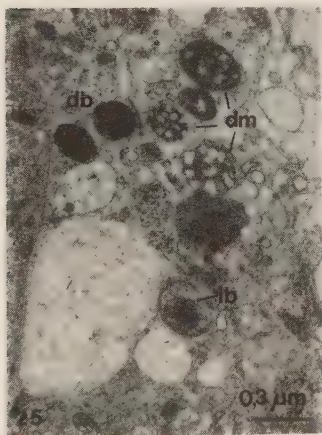


Abb. 25) Ausschnitt aus typischer Degenerationszelle mit "löcherigen" Mitochondrien.

2.2.4.2 Tarsaldrüse, Sehnendrüse

In vielen Zügen ähneln die Zellen der Tarsal- und der Sehnendrüse denen der Pulvillusdrüse. Man findet auch hier Faltensäume zur Kutikula mit angelagerten coated vesicles, kleine dense bodies, und ganz ähnliche Degenerationszellen (isolation bodies, Mitochondrien mit "Löchern"). Die Hauptmasse der Zellen wird aber sowohl in der Tarsal- als auch in der Sehnendrüse von sehr elek-

tronendichten Zellen gestellt, die dicht mit lamellärem oder vesikulären rer und großen dunklen Mitochondrien gefüllt sind. Neben dem stark entwickelten rer kommen vor allem elektronenlichte Vakuolen (Proteinvakuolen) und in großer Zahl helle multivesikuläre Körper vor. Die Golgi-Apparate sind zahlreicher als in der Pulvillusdrüse und eher langgestreckt. Mikrotubuli treten nur in geringer Anzahl auf. Lipidtropfen, dunkle multivesikuläre Körper und große, dichte Lamellenkörper wurden nicht gefunden.

2.2.4.3 Kutikula

Mesokutikula. Die rote Mesokutikula lichtmikroskopischer Präparate (vgl. S. 15) erweist sich im Elektronenmikroskop als feinstgranuläre, nahezu homogene Kutikula hoher Elektronendichte. Die

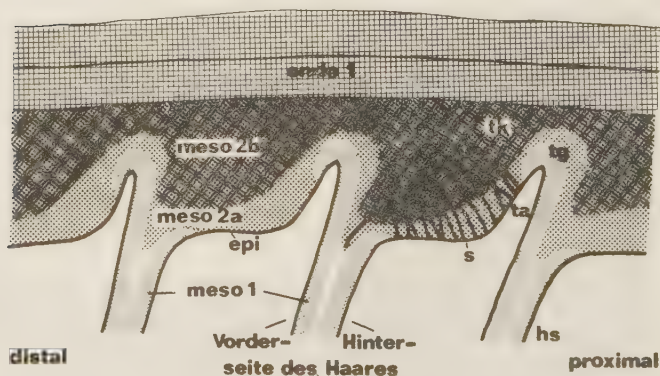


Abb. 26) Schematische Darstellung der Kutikulatypen im Bereich der Haarbasen im proximalen Pulvillusabschnitt (nach elektronenoptischen Längsschnitten). In der mittleren Haarbasis ist der Verlauf der Terminalkanälchen angedeutet.

feine Granulierung ist in allen Schnittrichtungen gleich. Diese homogene Kutikula ist nach außen zu kompakt, nach innen teilt sie sich in einzelne Längsbalken auf, die in die darunterliegende Endokutikula eingelagert sind. Im einzelnen ist die Ausbildung der Mesokutikula dorsal und ventral unterschiedlich.

Die dorsale Mesokutikula bildet, wie schon im Lichtmikroskop erkennbar, die Längsrippen (zumindest deren basales Drittel) und darunter eine kontinuierlich zusammenhängende Lage von 0,5 - 2,5 μm Dicke. Die Zone der Längsbalken ist im Verhältnis zur kompakten Zone schmal (ca. 1/5 bis 1/4 der kompakten Zone, vgl. Abb. 28a, mb).

Die ventrale Mesokutikula, die lichtmikroskopisch eine einheitlich rote Schicht darstellt, zeigt elektronenoptisch zwei verschiedene Ausbildungsformen: Der Haarschaft, die Vorderseite der Haarbasen und der Grund der Taschen wird von einer 0,3 - 0,4 μm dicken Schicht einer homogenen Kutikula mittlerer Elektronendichte bedeckt (Abb. 26, meso 1). Eine homogene Kutikula hoher Elektronendichte, die im Aussehen der dorsalen Mesokutikula entspricht, bildet die Schulter und füllt außerdem im proximalen Pulvillusabschnitt den Innenraum der Haarbasen voll aus (meso 2) (vgl. S. 15). Die kompakte Zone der meso 2 (Abb. 26, meso 2a) ist etwa 0,4 - 0,55 μm dick und gleichermaßen im proximalen und distalen Pulvillusabschnitt vorhanden. Im proximalen Pulvillusabschnitt folgt nach innen zu, analog zur dorsalen Längsbalkenzone, eine Durchdringungszone von Mesokutikulabalken mit feinfaseriger, hellerer Endokutikula (Abb. 26, meso 2b; Abb. 27, mb, ef). Im Gegensatz zur Dorsalseite ist diese Zone ventral sehr ausgedehnt, sie reicht 0,2 - 1,1 μm unter den Grund der Taschen (Abb. 27, meso 2b). Die Aufgliederung der Mesokutikula in Längsbalken ist in dieser Region so extrem, daß die Schicht in Querschnitten ein poröses Aussehen hat. Was sich dorsal als einfache "Verfugung" von Meso- und Endokutikula darstellt, muß ventral als eigene Zone angesprochen werden, in der über mehrere Mikrometer Ausdehnung Meso- und Endokutikula aufs engste miteinander verzahnt sind. Diese Zone (meso 2b), im folgenden "Übergangszone" genannt, wird hier, im Abschnitt "Mesokutikula" behandelt, da sie in lichtmikroskopischen Präparaten (Mallory) rot erscheint.

Am Proximalsklerit (Abb. 4, ps) ist die Mesokutikula außen homogen, ihre Struktur entspricht dem kompakten Bereich der dorsalen und ventralen elektronendichten Mesokutikula (meso 2a). Etwa die inneren 3 μm der Mesokutikula aber sind lamellär aufgebaut (6 - 8 Lamellen). Am "Knickpunkt" zwischen

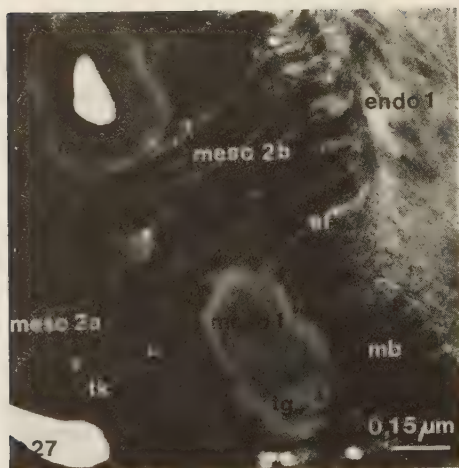


Abb. 27) Leicht schräger Tangentialschnitt durch den Bereich der Haarbasen auf der Höhe des Taschengrundes im proximalen Pulvillusabschnitt. Deutlich sind in der "Übergangszone" meso 2b die Mesokutikulabalken (mb) zu erkennen, die mit faseriger Endokutikula (ef) alternieren.

Proximalsklerit und Ventralfläche gehen diese Lamellen strukturell kontinuierlich, aber mit anderer Elektronendichte in die Endokutikulalamellen der Ventralfläche über.

Da das elektronenmikroskopische Aussehen der homogenen Mesokutikula an Resilin erinnert (v.a bei frisch geschlüpften Tieren, vgl. Abb. 28b), wurden die Pulvillen, sowie der gesamte Bereich Prätarsus/Tarsalglied 5 auf Resilin geprüft. Weder färbereiche Methoden noch Anregung im UV ergaben einen eindeutigen Nachweis von Resilin im Pulvillus. Dagegen wurde ein Resilinpolster am Übergang von der Sehne in den Unguitractor gefunden.

Exokutikula. Die Exokutikula der dorsalen Hauptlängsrippen hat etwa die gleiche Elektronendichte wie die Mesokutikula. Sie erscheint strukturlos und homogen. Eine sichere Unterscheidung zwischen Meso- und Exokutikula ist aufgrund eines Schneideartefaktes möglich: die Exokutikula zeigt (besonders deutlich in Querschnittpräparaten) regelmäßig ein "chattering" von ca. 0,15 µm Wellenlänge (vgl. Abb. 28a,b).

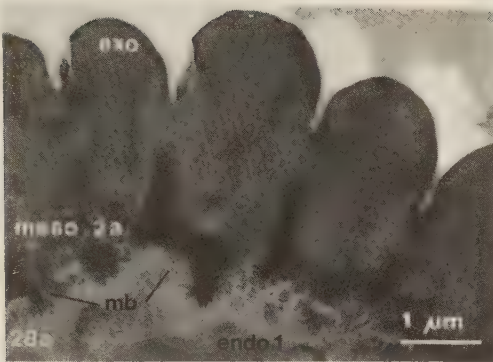


Abb. 28a) Dorsale Hauptlängsrippen im Querschnitt. Die Exokutikula ist zapfenartig in die Mesokutikula eingelassen. Exo- und Mesokutikula sind nur durch den Chatter in der Exokutikula unterscheidbar. Beachte die Ausdehnung der Längsbalkenzone.

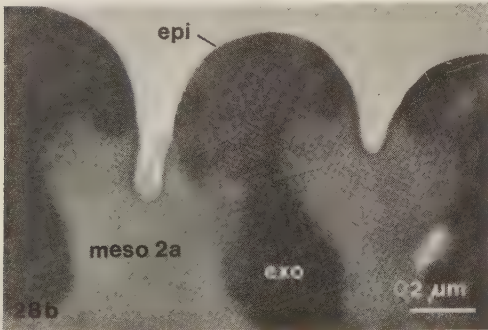


Abb. 28b) Dorsale Hauptlängsrippen eines 3 Std. alten Tieres. Die Mesokutikula ist heller als die Exokutikula. Die eingelassenen Exokutikulazapfen und deren Chatter sind deutlich zu erkennen.

In den Präparaten von 3 Stunden alten Tieren war die Mesokutikula in den Rippen deutlich heller als die Exokutikula (Abb. 28b). Am Proximalsklerit sind Exo- und Mesokutikula elektronenoptisch nicht unterscheidbar.

Es könnte sein, daß ventral im proximalen Pulvillusabschnitt die meso 1 bis zur typischen Exokutikula im Sinne von RICHARDS sklerotisiert ist. Wie bei der Beschreibung der lichtmikroskopischen Befunde ausgeführt, ist eine Entscheidung aufgrund der Färbung nicht möglich. Ein Chatter, ähnlich dem in der dorsalen Exokutikula, trat in einigen Fällen auf.

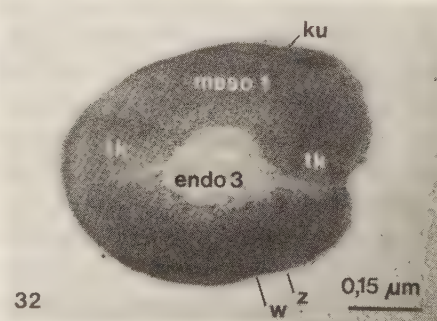
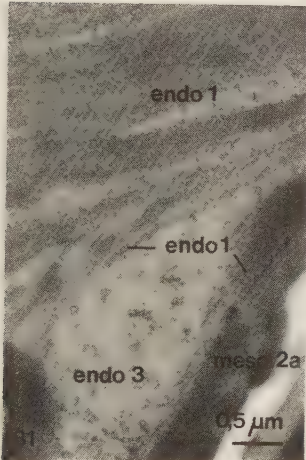
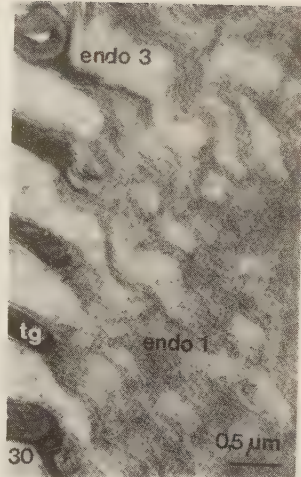
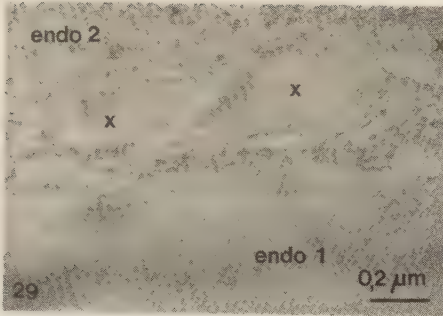
Endokutikula. Endokutikula tritt in mehreren Erscheinungsformen auf, als "normale" lamellär gebaute Kutikula ("lamelläre" Endokutikula, Abb. 4, endo 1), als lichtmikroskopisch homogen erscheinende Kutikula ("homogene" Endokutikula, Abb. 4, endo 2), ferner in Form feiner Einzelfasern, die mit den Mesokutikulabal-

ken in der "Übergangszone" (meso 2b) verzahnt sind (vgl. S. 29; Abb. 27, Abb. 34, ef). Die helle Masse, die die Haarbassen und Haarschäfte im distalen Pulvillusabschnitt ausfüllt, soll hier aufgrund ihrer Lagebeziehung und ihrer Färbbarkeit (vgl. S. 16) ebenfalls zur Endokutikula gerechnet werden ("gelatinöse" Endokutikula, endo 3).

Lamelläre Endokutikula. Ventral liegt die lamelläre Endokutikula im proximalen Pulvillusabschnitt innerhalb der "Übergangszone" (meso 2b). Sie hat eine Dicke von 2 - 3 μm und besteht aus vier bis fünf miteinander verkitteten Lamellen mit dem typischen parabolischen Faserverlauf. In geringer Entfernung vom Proximalklerit treten stellenweise im Faserverlauf der Lamellen stark osmiophile Bereiche auf. Nach der Aufspaltung der lamellären Endokutikula in eine oberflächenparallele und eine epithelumgreifende Partie (vgl. S. 16) verlaufen oberflächenparallel zwei verkittete Lamellen weiter (Abb. 29, endo 1), während die zellumgreifende Partie aus lockeren, wellenförmig verlaufenden Einzelsträngen besteht. In solche lockeren Einzelstränge gliedern sich auch die oberflächennahen Lamellen distal auf (Abb. 30, Abb. 31, endo 1), und zwar in der Region, wo die Haarbassen mit "heller Füllung" die mesokutikula-gefüllten ablösen (Abb. 4, Pfeil). Ein Teil der Einzelstränge zieht in die Haarbassen und -schäfte und bildet dort eine dünne Auskleidung unter der Mesokutikula (Abb. 31, Abb. 35, endo 1). Regelmäßig setzt ein Strang am Grunde der Tasche an der Mesokutikula an (Abb. 30).

Die dorsale lamelläre Endokutikula ist größtenteils aus verkitteten Lamellen aufgebaut; unter dem Proximalklerit ist keine lamelläre Endokutikula vorhanden.

Homogene Endokutikula. Die Matrix der homogenen Endokutikula ist elektronenhell (Abb. 29, endo 2). In diese eingebettet liegt ein Netzwerk osmiophiler Fibrillen, das im Grenzbereich zur oberflächenparallelen lamellären Endokutikula sehr dicht ist. Die Fibrillen verlaufen dort bevorzugt längsparallel zu den Kutikulalamellen bzw. -strängen (Abb. 29). Weiter nach innen zu läßt sich keine Vorzugsrichtung mehr feststellen und das Netzwerk wird sehr locker. Die Matrix der homogenen Endokutikula hat offenbar einen sehr hohen Flüssigkeitsanteil:



- Abb. 29) Verzahnung von lamellärer und homogener Endokutikula (Längsschnitt). Beachte die Anordnung der osmiophilen Fibrillen der homogenen Endokutikula im Grenzbereich und die Inseln lamellärer Endokutikula (x).
- Abb. 30) Tangentialschnitt durch den Bereich der Haarbasen im distalen Pulvillusabschnitt. Stränge lamellärer Endokutikula (endo 1) setzen jeweils am Taschengrund an.
- Abb. 31) Längsschnitt durch die Stränge lamellärer Endokutikula im distalen Pulvillusabschnitt in der Matrix aus gelatinöser Endokutikula (endo 3).
- Abb. 32) Querschnitt durch ein Hafthaar im oberen Drittel des Haarschaftes. Beachte den Austritt von Terminalkanälchen auf der Vorder- und Hinterseite des Haares.

auf rasterelektronenmikroskopischen Bildern luftgetrockneter, längshalbierter Pulvillen erscheint der Innenraum, der von der homogenen Kutikula eingenommen wird, leer.

Aus der oberflächennahen Partie der lamellären Endokutikula reichen Ausläufer in die homogene Endokutikula hinein (Abb. 29, x). Auch die zellumgreifenden Einzelstränge der endo 1 sind in die homogene Kutikula eingelagert. Am Proximalklerit tritt stellenweise homogene Endokutikula zwischen Epithel und lamellärer Mesokutikula auf.

Die homogene Kutikula im Prätarsus und Tarsalglied 5 (vgl. S. 16; Abb. 5, endo 2) entspricht elektronenoptisch völlig der homogenen Endokutikula des Pulvillus.

In den sehr großen Pulvillen von Echinomyia fera ist die homogene Endokutikula von Einzelsträngen lamellärer Endokutikula durchzogen.

Gelatinöse Endokutikula. Die gelatinöse Endokutikula füllt im distalen Pulvillusabschnitt die Haarbassen, -schäfte und -sohlen aus und bildet außerdem die Matrix, in der die Einzelstränge der lamellären Endokutikula liegen. Die Masse ist elektronenlicht, homogen und wird von einem lockeren Netz feiner fibrillärer Strukturen durchzogen (Abb. 30, 31, 32, 53, endo 3). Auch diese Schicht verschwindet bei Lufttrocknung völlig. Die gelatinöse Endokutikula zeigt große Ähnlichkeit mit der Füllmasse der Porenkanäle. Es wird zu diskutieren sein, ob der gesamte Innenraum der Haarbassen im distalen Pulvillusabschnitt einen großen Porenkanal darstellt (vgl. S.47).

Epikutikula. Eine homogene Kutikulinschicht mittlerer Elektronendichte umschließt den gesamten Pulvillus. Ihre Dicke beträgt ventral 100 - 200 Å, dorsal 150 - 270 Å (Abb. 32, ku). Auf der Ventralseite liegt über der Kutikulinschicht eine 100 - 300 Å dicke Wachsschicht (Abb. 32, w), bzw. der Leerraum, der durch Herauslösen der Wachsschicht bei der Präparation entsteht. Auf der Wachsschicht liegt außen eine dünne, granuläre Zementschicht (Abb. 32, z). Auf der Dorsalseite des Pulvillus wurden weder eine Wachs- noch eine Zementschicht gefunden.

Porenkanäle. Porenkanäle kommen in typischer Ausbildung im Proximalklerit vor. In der lamellären Endokutikula treten sie ver-

einzelnt im Bereich der ventralen verkitteten Lamellen als halbmondförmige Spalträume im parabolischen Faserverlauf auf. Im Grenzbereich zwischen den Endokutikulalamellen und der "Übergangszone" (meso 2b) findet man dicht gepackt Anschnitte von Porenkanälen, die als Längsspalten zwischen den Endo- bzw. Mesokutikularpartien erscheinen (Abb. 33, pc). Im Übergangsbereich vom proximalen zum distalen Pulvillusabschnitt (Abb. 4, Pfeil) tritt jeweils ein Porenkanal in die Haarbasis ein und weitet sich dort zu einem größeren, hellen Spaltraum auf (Abb. 34, pc). In der dorsalen lamellären Endokutikula wurden in den vorliegenden Präparaten keine Porenkanäle gefunden. Durch die homogene Endokutikula ziehen keine Porenkanäle.

Terminalkanälchen und Tubuli. Aus den Porenkanälen im proximalen Pulvillusabschnitt treten dicht gebündelt feine Kanälchen ("Terminalkanälchen", Durchmesser 120 - 200 Å) in die Mesokutikula über (Abb. 33, 34, tk). Von dem/den Hauptbündel/n spalten sich in regelloser Verteilung Unterbündel verschiedener Dicke ab (Abb. 33). Bis zum Erreichen der Epikutikula sind die Kanalbündel schließlich in Einzelkanälchen aufgespalten, wobei das Niveau der Aufspaltung uneinheitlich ist. Manchmal zweigen bereits vom Hauptbündel Einzelkanälchen ab, während andererseits Zweier- oder Dreierbündel bis fast unter die Kutikulinschicht zu verfolgen sind. Die Aufspaltung der Bündel erfolgt ausschließlich in Richtung auf die Schulter zu (Abb. 33; vgl. auch Schemazeichnung Abb. 26). Der Durchtritt von Kanälchen durch die Vorderseite der Haarbasis wurde niemals beobachtet. Dagegen treten sie auf der Vorder- und Rückseite des Haarschaftes in etwa gleicher Häufigkeit auf (vgl. Abb. 32, tk). Im distalen Pulvillusabschnitt findet man entsprechende Kanälchenbündel in der dünnen Mesokutikula der Haarbassenschulter (Abb. 35, tk). In der dorsalen Mesokutikula treten schmale Kanälchenbündel in geringerer Anzahl auf. Sie sind vor allem im Bereich der "Täler" zwischen den Längsrippen anzutreffen. Der Durchtritt eines Bündels durch die Exokutikularrippen wurde nicht beobachtet. Die Identifizierung so feiner Spalträume ist allerdings bei den problematischen Schneideeigenschaften der Exokutikula schwierig.

Wegen ihrer Lage in der Mesokutikula und wegen der unterschied-

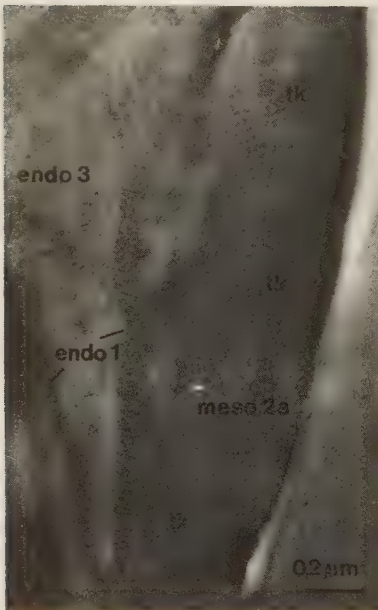
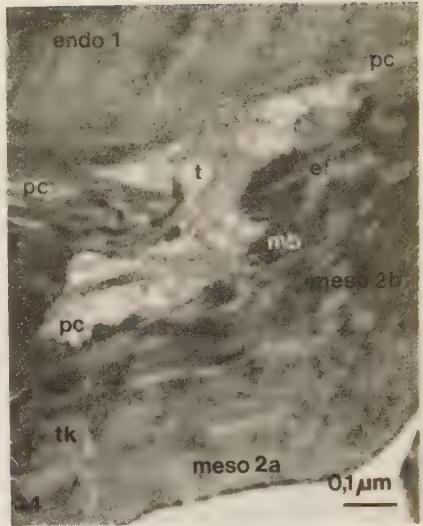
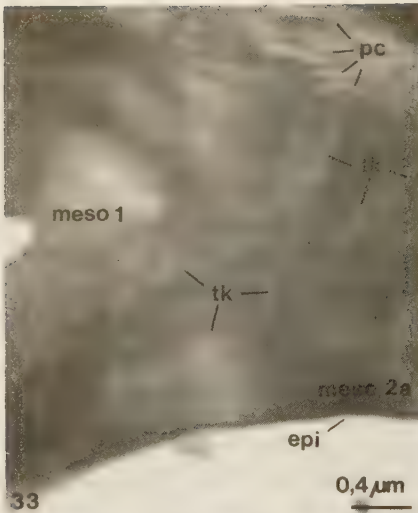


Abb. 33) Längsschnitt durch eine Haarbasis im proximalen Pulvillusabschnitt. Beachte den Übertritt der Terminalkanälchen von den spaltförmigen Porenkanalanschnitten in die Mesokutikula.

Abb. 34) Längsschnitt durch eine Haarbasis im Mittelabschnitt des Pulvillus ("Übergangsbereich", Abb. 4, Pfeil). Beachte die Tubulibündel in dem aufgeweiteten Porenkanal.

Abb. 35) Längsschnitt durch eine Haarbasis im distalen Pulvillusabschnitt.
(Die Abbildung ist leicht nach rechts gedreht, die Ventralseite ist in Richtung der rechten unteren Bildecke.)

lichen Verzweigungsniveaus können die Kanälchen nicht mit "Wachskanälen" gleichgesetzt werden. Sie werden deshalb als "Terminalkanälchen" bezeichnet.

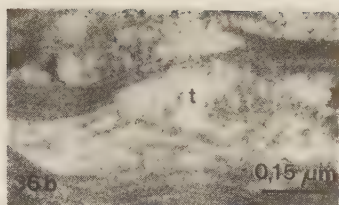
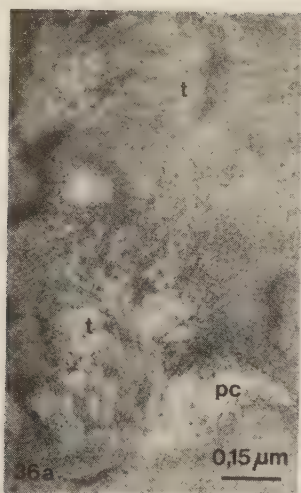


Abb. 36 a,b) Tubulibündel in aufgeweiteten Porenkanälen (Längsschnitte)

In den Porenkanalanschnitten des proximalen und mittleren und in der gelatinösen Endokutikula des distalen Pulvillusabschnitts findet man Bündel tubulärer Elemente in Längs- und Querrichtung getroffen (Abb. 34, 36 a,b , t). Der Durchmesser dieser Tubuli beträgt 120 - 220 Å. Ob die Terminalkanälchen die Fortsetzung der Tubuli in der Mesokutikula sind, konnte nicht entschieden werden.

2.3 Das Adhäsionssekret

2.3.1 Material und Methode

Die Untersuchung des Pulvillensekretes erfolgte nur bei Calliphora. (Eine Vergleichsserie wurde orientierungshalber von Musca angefertigt, die Untersuchung wurde aber nicht weitergeführt.)

Zum Absammeln des Pulvillensekretes wurden entflügelte Calliphorae, denen Labellen und After mit Wachskolophonium verschlossen waren, in kleine, mit Deckgläsern abgedeckte Plastik-
kästchen gesetzt. Die Deckgläser waren nach Reinigung in Schwe-

felsäuredichromat in Aqua dest. ausgekocht und bei 240°C getrocknet. Die Fliegen wurden 12 Stunden gefangen gehalten. Während dieser Zeit wurden die Kästchen mit einer 60 W-Lampe von oben beleuchtet. Die Fliegen wurden dadurch veranlaßt, meist kopfunter an den Deckgläsern zu laufen. Das Sekret, das sie dort hinterließen, wurde in Dichlormethan gelöst, mit N₂ eingengt und unter N₂-Atmosphäre bei 4°C aufbewahrt. Der Extrakt der oberflächlichen Körperlipide wurde gewonnen, indem ganze Tiere 10 Minuten in Dichlormethan getaucht wurden.

Die Dichlormethanlösungen von Körperlipid und Sekret wurden zusammen mit Vergleichssubstanzen (Palmitinsäure, Mono-, Di-, Tripalmitin, Cholesterin, Cholesterylstearat, Octacosan, alle in Dichlormethan gelöst) auf Silica Gel 60 F₂₅₄-Fertigplatten (Merck; 20x40 cm) aufgetragen und nach der Methode von FREEMANN + WEST (1966) doppelt entwickelt. Die Platte wurde mit 0,2%igem Dichlorfluoreszein besprüht und im langwelligen UV betrachtet.

2.3.2 Eigenschaften des Adhäsionssekretes

Die Fliegen hinterlassen beim Laufen auf glatten Flächen Sekretspuren in Form feinsten Tröpfchen oder Schmierer. Die Tröpfchen bestehen nicht aus Speichel, Hämolymphe, Exkrementen oder ähnlichem (After und Labellen verschlossen!).

Das Sekret ist in Lipidlösungsmitteln löslich (geprüft mit Aceton, Chloroform, Diäthyläther, Dichlormethan, Hexan). Bei Lösung größerer Sekretmengen (von etwa 50 Tieren) bleibt nach Eindüngung des Lösungsmittels eine gelbe, unangenehm riechende, wachsartige Substanz zurück. Das Sekret ist mit Sudan III und Nilblausulfat anfärbbar. Es ist extrem schwerflüchtig. In einem Falle überstanden Sekretspuren einige Minuten lang das Hochvakuum im Rasterelektronenmikroskop. Aus den angeführten Indizien ist zu schließen, daß es sich bei dem Pulvillensekret um ein Lipid handelt. Es wurde nicht identifiziert, jedoch dünnschichtchromatographisch mit einem Extrakt der oberflächlichen Kutikularlipide verglichen, um zu prüfen, ob es sich um eine spezifische Abscheidung der Pulvillen handelt und nicht etwa um das generelle Oberflächenlipid.

Das Körperoberflächenlipid von Calliphora zeigt schwache Banden im Bereich der freien Fettsäuren und der Triglyceride, die Hauptbande liegt auf dem Niveau der Kohlenwasserstoff-Vergleichssubstanz (Octacosan). Das deckt sich gut mit den Befunden von GOODRICH (1970) und JACKSON et al. (1974), die als Hauptbestandteile des Oberflächenlipids bei Dipteren höhere Kohlenwasserstoffe angeben.

Das Sekret der Pulvillen bildet seine Hauptbande noch weiter vom Startpunkt entfernt als die langkettigen Kohlenwasserstoffe. Sehr schwache Banden sind im Bereich der Di- und Triglyceride auszumachen. Mit Sicherheit läßt sich über das Pulvillensekret nur aussagen, daß es sich um eine Substanz aus mehreren Komponenten handelt, deren Hauptmasse unpolare Lipide bilden. Kutikulalipid und Adhäsionssekret sind nicht miteinander identisch.

2.4 Diskussion

2.4.1 Das Adhäsionssekret

2.4.1.1 Eigenschaften und Natur des Sekretes

Die "ölige" Konsistenz, die Löslichkeits- und Färbeeigenschaften des Pulvillensekretes werden in der älteren Literatur mehrmals angeführt (u.a. ROMBOUTS 1883; DAHL 1884; WIESMANN 1957). Neuerdings stellte HASENFUSS (1977) die Hypothese auf, das Adhäsionssekret der Insekten sei keine spezifische Abscheidung, sondern "Bestandteil der oberflächlichen Lipidschicht" der Kutikula. Diese Hypothese besitzt eine gewisse Wahrscheinlichkeit bei Schaben, deren Körperlipidschicht bei Raumtemperatur flüchtig ist (GILBY + COX 1963; TARTIVITA + JACKSON 1970: Schmelzpunkt der Kohlenwasserstoff-Fraktion des Oberflächenlipids von Periplaneta americana ca. 20°C). ROTH + WILLIS äußerten bereits 1952 in ihrer Arbeit über das Klettervermögen der Schaben die Vermutung, die ölige Schicht auf den Arolien und Eulantulae sei Teil der Oberflächenlipidschicht ("...and it seems probable that the greasy material covering these organs is the same as that found over the general body surface."). Für Dipteren ist diese Hypothese nicht haltbar, da ihre Kutikulalipidschicht bei Raumtemperatur fest ist (GOODRICH 1970).

GOODRICH gibt als Hauptbestandteil des Oberflächenlipids bei Lucilia cuprina gesättigte Kohlenwasserstoffe mit Kettenlängen über C 25 an (Schmelzpunkt der Kohlenwasserstoff-Fraktion 40 bis 42°C). JACKSON und Mitarbeiter (1974) machen ähnliche Angaben für die Kutikulalipide von Sarcophaga bullata (93 - 99% der Kohlenwasserstoff-Fraktion sind gesättigte Kohlenwasserstoffe mit Kettenlängen ab C 25). Die Vermutung von HASENFUSS (1977), die chemische Zusammensetzung von Körperlipid und Adhäsionssekret bei Dipteren sei identisch, hat zumindest für Calliphora keine Gültigkeit, wie der dünnsschichtchromatographische Vergleich der beiden Substanzen zeigt. Die Möglichkeit, daß Speichel als Adhäsionssekret verwendet wird, wie das für Heuschrecken angenommen wird (HENNING 1974), scheidet aus (Haftvermögen vom Schlüpfen an vorhanden; Ab-sammeln des Sekrets bei verschlossener Mundöffnung).

2.4.1.2 Herkunft des Sekretes

Als mögliche Herkunftsorte des Sekretes bieten sich theoretisch alle sekretorischen Epithelien im Bereich von Tarsalglied 5, Prätersus und Pulvillus an. Nach elektronenoptischen Befunden jedoch scheiden sowohl Tarsaldrüse als auch Sehnendrüse als Lieferanten eines Lipdsekretes aus. Sie zeigen ausschließlich Charakteristika proteinsezernierender Zellen. Es wurden keine Strukturen gefunden, die als Lipid anzusprechen sind. WIES-MANN (1957) sprach die Tarsaldrüse wohl vorwiegend aus Gründen ihrer Lage als Ursprungsort des Adhäsionssekretes an, da er im Pulvillus selbst keine Zellen fand. Über die Zytologie macht er keine Angaben. HASENFUSS (1977) interpretiert die Tarsaldrüse wohl auch weitgehend wegen ihrer Lage als Ort der Lipidsynthese, da bei seiner Sekrettransport-Hypothese (Wanderung des Sekretes auf der dorsalen Oberfläche des Pulvillus von proximal nach distal) der Ursprungsort des Sekretes zwangsläufig im Bereich der Tarsaldrüse liegen muß. Er führt an, daß es keine lichtmikroskopisch faßbaren Kriterien gibt, um ein lipidsezernierendes Gewebe zu identifizieren. Er deutet lediglich die im Bereich der Tarsaldrüse stark verdickte homogene Endokutikula als "Zwischenraum" zwischen Epithel und Kutikula, in den Lipid oder Lipidvorstufen abgeschieden werden sollen.

Die Pulvillusdrüse enthält als einzige der angesprochenen Drüsen Lipid, das aber wohl nicht dort entsteht, da keine ultrastrukturellen Indizien für Lipidsynthese zu finden sind (z.B. kein glattes endoplasmatisches Retikulum). Man muß postulieren, daß Lipid aus der Hämolymphe aufgenommen wird. Eine Aufnahme von Lipiden aus der Hämolymphe wird bei den Wachsdrüsen der Bienen angenommen (PIEK 1964; SANFORD + DIETZ 1976), die auch nicht selber Ort der Wachssekretion sind. In welcher Form das Lipid bei Bienen durch die Basalmembran in die Epithelzellen eintritt, ist nicht bekannt.

Für einen regen Einstrom von Stoffen aus der Hämolymphe in die Pulvillusepithelzellen spricht das sehr stark entwickelte basale Labyrinth. Dessen auffallender Umfang in den flachen Zellen, die als sekretorisch inaktiv interpretiert werden, deutet auf eine gesteigerte Stoffaufnahme in dieser Phase hin, die zeitlich getrennt ist von aktiven Sekretions- oder Stoffumbauphasen. An den Elementen des basalen Labyrinths ist keine große pinocytotische Aktivität festzustellen, jedoch tritt häufig ein enger Kontakt von rrr mit Kanälen des basalen Labyrinths auf. Es werden wohl noch andere Wege der Stoffübergabe eingeschlagen, als der durch Pinocytosevesikel.

Die dunklen multivesikulären Körper stellen wahrscheinlich Umbaueinheiten dar, in denen in die Zellen eingeschleustes Material (Lipid?) mit autochthon produziertem Material umgesetzt wird. Dafür spricht einmal die Größenordnung der hellen Vesikel in den multivesikulären Körpern, die der von Golgi-Vesikeln entspricht, zum anderen die lagemäßige Beziehung zu Golgi-Zonen. Dunkle Körper mit mehr granulärem Inhalt (wie auf Abb. 24c, rechts) könnten Zwischenprodukte eines solchen Umbauvorganges sein. Auch die Interpretation der dense bodies ist problematisch. Aufgrund der Menge ist nicht auszuschließen, daß es sich um Sekret oder Sekretvorstufen handelt (eventuell als Endprodukt des Umbauprozesses in dunklen multivesikulären Körpern über die dunklen granulären Körper als Zwischenstufe?). Dieser Eindruck entsteht zum Beispiel bei Präparaten, wie sie Abb. 21 zeigt. WASSERTHAL + WASSERTHAL (1977) interpretieren ähnlich aussehendes dunkles homogenes Material als Sekret (eventuell Lipid).

Als Ausleitungsstrukturen für das Sekret bieten sich die "Am-pullen" im Faltensaum und die coated vesicles an. Ähnliche Am-pullen deutet STEIN (1969) als entleerte Sekretvesikel. Coated vesicles treten fast regelmäßig in sekretorischen Epithelien bei Insekten auf. Normalerweise werden sie als endocytotische Elemente interpretiert (z.B. LOCKE 1969; weitere Literatur bei NOIROT + QUENNEDY 1974). Vereinzelt wird ihre Funktion als Exo-cytoseeinheiten diskutiert (u.a. SCHNEPF et al. 1965; HAPP + HAPP 1975; RADEMAKERS 1977). Die dichte Anhäufung der coated vesicles an den apikalen Faltensäumen bei Calliphora macht ihre Funktion als ausleitende Vesikel wahrscheinlich. Es dürf-te sich dabei aber nicht (oder zumindest ursprünglich nicht) um die Ausleitung des Adhäsionssekretes handeln, da entspre-chende coated vesicles in gleicher Ausbildung in den Falten-säumen der Tarsal- und Sehnendrüsen auftreten, ferner an den Faltensäumen des Epithels in den Pseudotracheen der Labellen und in einigen Bereichen der Flügelgelenke -immer assoziiert mit homogener Endokutikula. Der Schluß liegt nahe, daß mit Hilfe der coated vesicles ein Stoff aus den Zellen transpor-tiert wird, der spezifisch mit der homogenen Endokutikula zu tun hat (eventuell eine permanente "Schmierung" der elastischen, flüssigkeitshaltigen Kutikula?).

Neben der Ausleitung des Sekretes durch "geformte" Vesikel bleibt noch die Möglichkeit eines Transportes durch die Mem-branen des Faltensaumes. Ein Stofftransport durch die Mikro-villi wurde von WAKU + SUMIMOTO (1969) für die Duftorgane von Schmetterlingen gefordert (Lipoidsekret); eine Ausleitung von Sekret durch die Axialfilamente bzw. durch den Zentralka-nal von Mikrovilli diskutieren WASSERTHAL + WASSERTHAL (1977) bzw. QUENNEDY (1971). Bei Calliphora sind keine Elemente von glattem endoplasmatischen Retikulum, die den Zentralkanälen entsprächen, in den Falten vorhanden. Filamente sind nur sel-ten sichtbar.

Zusammenfassend ist festzustellen:

- a) Das Pulvillusepithel dient mehreren Aufgaben
- b) Seine Funktion im Sekretionsprozess des Adhäsionssekretes scheint eher im Stoffumbau als im Stoffaufbau zu bestehen
- c) Beim Vergleich mit anderen sekretorischen Epithelien, die

mit homogener Kutikula assoziiert sind, entsteht der Eindruck, daß das Pulvillusepithel primär dieselbe Funktion hat, wie diese Epithelien ("Schmierung"?, Aufrechterhaltung der Elastizität der Kutikula?), und sekundär zusätzlich den Umbau von Lipiden, die aus der Hämolymphe aufgenommen werden, zu Adhäsionssekret übernommen hat.

WHITTEN (1969) schreibt, daß bei Sarcophaga bullata vor der Imaginalhäutung die Zellen, die die Kutikula gebildet haben, von phagozytierenden Zellen, die sich anschließend in den Tarsus zurückziehen, resorbiert werden. Bei schlüpfreifen Sarcophagae ist nach WHITTENs Angaben der Pulvillus zellfrei. Diese Angabe ist etwas befremdlich, da einerseits die Kutikulafeinstruktur, die WHITTEN bei Sarcophaga zeigt, der bei Calliphora entspricht und andererseits in den Pulvillen aller elf hier untersuchten Brachyceren ein gleichartig gebautes Epithel zu finden war. WHITTEN belegt ihre Angabe mit einem lichtmikroskopischen Präparat. Es wäre denkbar, daß das Epithel wegen der extremen Fixierungsschwierigkeiten nicht deutlich erhalten war. So fanden zum Beispiel auch HAYES + LIU (1947) bei Musca domestica, LEWIS (1954) bei M. domestica, Phormia terraenovae und Glossina palpalis, WIESMANN (1957) bei M. domestica kein Pulvillusepithel. SARKARIA + PATTON (1949) beschrieben bei M. domestica eine einzelne Riesenzelle, die das Lumen des Pulvillus ausfüllen soll. Sowohl bei Musca als auch bei Phormia wurde in vorliegender Untersuchung ein sekretorisches Epithel im Pulvillus gefunden, das dem von Calliphora völlig entsprach. HASENFUSS (1977) erwähnt ebenfalls ein Pulvillenepithel bei Musca, DAHL (1885) zeigt in einer Schemazeichnung bei Sarcophaga carnaria ein Pulvillenepithel, dem er sekretorische Funktion zuschreibt.

2.4.2 Die kutikulare Architektur der Pulvillen und ihre Rolle beim Adhäsionsvorgang

2.4.2.1 Kutikulaarchitektur

Hervortretendes Strukturmerkmal des Pulvillus ist der Aufbau aus vorwiegend elastischer Kutikula. Allgemein wird der Ela-

stizitätsgrad der Kutikula mit ihrem Sklerotisierungsgrad negativ korreliert. Endokutikula gilt als weich und biegsam, Mesokutikula als elastisch und Exokutikula als relativ starr und unverformbar (RICHARDS 1967). Im Pulvillus kommen vorwiegend Endo- und Mesokutikula vor, also Kutikulatypen, die schwach bis gar nicht sklerotisiert sind.

Die Mesokutikula wird üblicherweise als "Übergangsform" zwischen unsklerotisierter (Endo-) und sklerotisierter (Exo-) Kutikula angesehen. Über den Grad der Sklerotisierung ist dabei nichts aussagbar. Die beiden Mesokutikula "typen" an der Schulter bzw. an der Vorderseite der Haarbasen repräsentieren mit hoher Wahrscheinlichkeit zwei verschiedene Sklerotisierungs- und damit gleichzeitig Elastizitätsgrade. Aufgrund der stärkeren Verformbarkeit der Schulter, wie sie vor allem bei rasterelektronenmikroskopischen Präparaten zu beobachten ist, ist anzunehmen, daß die elektronendichtere Mesokutikula (meso 2) elastischer ist als die hellere (meso 1). WHITTEN (1969) beschreibt für larvale Sarcophaga eine verschiedene Färbbarkeit der beiden Haarbasenseiten mit Mallory (Schulter blau, Vorderseite rot). Bei adulten Calliphorae konnte ein solcher Unterschied nicht festgestellt werden. Der Befund von WHITTEN deckt sich aber gut mit den Vorstellungen über verschiedene Elastizitätsgrade innerhalb der Mesokutikula bei Calliphora. Berücksichtigt man, daß die ventrale dunklere Mesokutikula (meso 2a) der dorsalen Mesokutikula entspricht und mit dieser kontinuierlich zusammenhängt, so ergibt sich das Bild einer einheitlichen Pulvillus "hülle" aus Mesokutikula, die an der Vorderseite der Haarbasen und an den Haarschäften durch höheren Vernetzungsgrad "versteift" ist.

Die lamelläre Endokutikula, die an sich weich und elastisch ist, ist im distalen Pulvillusabschnitt in unverkittete Einzelstänge aufgelöst. LOCKE (1960) und NOBLE-NESBITT (1963) sprechen "losen" Lamellen einen höheren Elastizitätsgrad zu als verkitteten. ALTNER (1975) fand unverkittete Endokutikulalamellen in einer speziellen "pliable cuticle". Welche Bedeutung die elektronendichten Zonen in der lamellären Endokutikula im proximalen Pulvillusabschnitt haben, konnte nicht festgestellt werden. CHEVONE + RICHARDS (1977) beschreiben ähnliche osmio-

phile Zonen im Übergangsbereich von starrer zu elastischer Kutikula.

Die homogene Endokutikula ist stark flüssigkeitshaltig und sicher leicht verformbar. LEWIS (1954) beschreibt sie als "clear gelatinous substance", die auf alle Fälle chitinöse Anteile enthält. WASSERTHAL + WASSERTHAL (1977) interpretieren eine elektronenoptisch ähnliche Kutikula (allerdings offenbar mit weniger fibrillären Elementen) in den Duftscluppen eines männlichen Schmetterlings als "elastic socket with the mechanical characteristics of a water cushion". EISNER et al. (1964) fanden eine ähnlich aussehende Kutikula ("Schicht 4") im Reservoir der Wehrdrüse eines Tenebrioniden. Eventuell sind auch die "flüssigen" Kutikulatypen in den Arolien und Euplantulae von Heuschrecken und Schaben ähnlich strukturiert. SLIFER (1950) beschreibt in den Arolien von Melanoplus differentialis eine Endokutikulaschicht aus kutikularen Stäbchen ("rods"), die in einer flüssigen Matrix liegen ("...in life the rods are surrounded by a fluid of some sort"). KENDALL (1970) schreibt über die entsprechende Schicht bei Schistocerca gregaria, daß die Stäbchen in einer Matrix liegen, die histologisch nur schwach anfärbbar und elektronenoptisch überhaupt nicht darstellbar ist. Bei Laubheuschrecken (Tettigonia) beschreibt HENNING (1974) eine "Schicht X" unterhalb der Endokutikula, die nach der lichtmikroskopischen Aufnahme einen ähnlich homogenen Eindruck macht wie die homogene Endokutikula bei Calliphora. HENNING macht keine Angaben über die Färbbarkeit dieser Schicht. Sie nimmt an, daß sie flüssigen oder viskosen Charakter hat. In den Arolien von Schaben ist eine ähnliche "Faserschicht" zu finden (ROTH + WILLIS 1952).

Bei der gelatinösen Endokutikula handelt es sich dem Aussehen nach wahrscheinlich um Protein. Die Substanz ist mit Sicherheit nicht einfach eine Füllflüssigkeit, sondern zumindest viskos, da sie sich vollkommen homogen anfärbt. Sie ist auch mit Sicherheit nicht identisch mit Resilin. Ob es sich bei den fibrillären Innenstrukturen tatsächlich um Fibrillen handelt oder um koagulierte oder ausgefällte Substanzen, ist elektronenoptisch nicht entscheidbar.

Typische, voll sklerotisierte Exokutikula ist nur in den dorsalen Hauptlängsrippen und im Proximalsklerit, eventuell im proximalsten Pulvillusabschnitt auch an den Haaren vorhanden.

Die vorliegende Deutung der verschiedenen Kutikulastrukturen deckt sich nur zum Teil mit der, die WHITTEN (1969) für die Pulvillen von larvalen Sarcophagae gegeben hat. WHITTEN setzt die exokutikularen Leisten der Dorsalseite (Mallory: farblos) und die Außenwände der Haare und Haarbasen (Mallory: rot bzw. blau) einander gleich als "dense exocuticle", die den Pulvillus umzieht. Die darunterliegende Schicht, in die die exokutikularen Leisten eingebettet sind und die die Haarbasen im proximalen Pulvillusabschnitt erfüllt, bezeichnet sie als "homogeneous exocuticle", über deren Färbbarkeit sie keine Angaben macht. Eine verschiedene Füllung der Haarbasen im proximalen und distalen Pulvillusabschnitt wird nicht beschrieben. Nach den Befunden bei Calliphora ist ventral keine Schicht vorhanden, die der dorsalen "dense exocuticle" in den Rippen entspricht. Die ventrale "dense exocuticle" WHITTENS (= meso 2a und meso 1 bei Calliphora) setzt sich in die dorsale "homogeneous exocuticle" fort. Bei Calliphora umzieht also die "homogeneous exocuticle" WHITTENS als meso 2a den gesamten Pulvillus als geschlossene Lage, wobei sie ventral verschieden weit in die Haarbasen hineinreicht. Ob die "Zwischenschicht", die WHITTEN als "Schicht 5" einführt, mit der lamellären Endokutikula identisch ist, läßt sich nicht sicher entscheiden. WHITTEN beschreibt diese Schicht als mehr faserig im Gegensatz zu der später abgeschiedenen homogen erscheinenden Hauptmasse der Endokutikula.

Porenkanäle, Terminalkanälchen und Tubuli. Die Porenkanäle treten, wie zu erwarten, in Zonen mit parabolischem Faserverlauf (endo 1 im proximalen Pulvillusabschnitt) als halbmondförmige oder längsspaltartige Anschnitte auf. Im Bereich der homogenen Kutikula dagegen bilden sie unregelmäßig geformte, größere Spalträume aus. Die Bündel von Terminalkanälchen in der Mesokutikula des proximalen Pulvillusabschnitts ähneln den dicht mit Wachskanalfilamenten gepackten Porenkanälen in der Kutikula der Wachsdrüsen bei der Honigbiene (LOCKE 1961; SANFORD + DIETZ 1976), die bei gleichbleibendem Durchmesser nahezu geradlinig durch alle Kutikulaschichten, inklusive Kutikulinschicht,

ziehen. Während sich die Wachskanalfilamentbündel bei Bienen nur wenig aufspalten, bilden die Kanälchenbündel bei Calliphora reiche Verzweigungen auf verschiedener Höhe aus. Das Aussehen der Einzelkanälchen ähnelt dem der "epicuticular filaments" (FILSHIE 1970), vor allem wie sie sich in der Proteinepikutikula vieler Insekten darstellen. Diese Filamente deutete LOCKE (1959, 1964, 1966) als Wachsvorstufen ("wax precursors"), FILSHIE (1970) zweifelte das aufgrund von Löslichkeitsversuchen an und schlug vor, sie als Transportbahnen für die Oberflächenwachse zu interpretieren.

Wie oben erwähnt (S. 34), gibt es Indizien, die darauf hinweisen, daß der gesamte "helle" Innenraum der Haarbassen im distalen Pulvillusabschnitt einem Porenkanal homolog ist:

- a) Die Innenstruktur der Porenkanäle im proximalen und die Struktur der gelatinösen Endokutikula im distalen Pulvillusabschnitt sind elektronenoptisch identisch.
- b) Die gelatinöse Endokutikula verschwindet bei Lufttrocknung, es bleibt ein System von flachen Kutikulastegen bzw. die Wand der Haare zurück.
- c) Stärkstes Argument für die Interpretation als Porenkanal ist der "freie" Verlauf von Tubulibündeln, die denen in den Porenkanälen in Struktur und Größe völlig gleichen, im Innenraum der Haarbassen.

Interpretiert man aber aufgrund dieser Indizien den Innenraum der Haarbassen und den Zentralraum der Haare als Porenkanal, muß man analog auch die völlig identisch strukturierte "Matrix", in der die Endokutikulastränge des distalen Pulvillusabschnitts liegen, als Porenkanal- bzw. Spaltraumsystem interpretieren. Im gesamten distalen Pulvillusabschnitt liegt demnach ventral zwischen der dünnen Mesokutikulahülle und der homogenen Endokutikula ein Hohlraumsystem, das mit einer viskosen Masse (endo 3) gefüllt und von Endokutikulasträngen (endo 1) durchzogen ist.

Zusammenfassend ist festzuhalten, daß der Pulvillus zum Großteil aus elastischer Kutikula besteht, die teilweise von ausgedehnten Spaltraumsystemen durchzogen ist. Für die Formstabilität sind einerseits die dorsalen Längsrippen verantwortlich, andererseits das Proximalklerit, das zusammen mit dem relativ starren proximalsten Abschnitt der Ventralfläche eine "fersenartige" Stabilisierungszone bildet.

2.4.2.2 Ausleitung des Sekretes durch die Kutikula

Dermaldrüsen ohne Ausführungsgänge kommen bei Insekten des öfteren vor (LOCKE 1960; STEINBRECHT 1964; HAPP et al. 1971; QUENNEDY 1971; SANFORD + DIETZ 1976; WASSERTHAL + WASSERTHAL 1977; weitere Literatur bei NOIROT + QUENNEDY 1974). Sie sollen durchwegs inerte Substanzen sezernieren (CLEARWATER 1975). In allen untersuchten Fällen wird angenommen, daß die Ausschleusung des Sekretes durch die Kutikula via Porenkanäle und Epikutikularfilamente erfolgt. In vielen Fällen deuten Modifikationen der Porenkanäle und Epikutikularfilamente auf ihre Funktion als Ausleitungssysteme hin (z.B. "Lakunensystem" in der Mycangienkutikula von Dendroctonus, Coleoptera, HAPP et al. 1971). Aber auch "normale" (u.a. Bombyx, Lepidoptera STEINBRECHT 1964; Dysdercus, Hemiptera STEIN 1969) oder nur geringfügig modifizierte Porenkanal- und Filamentsysteme (u.a. Apis, Hymenoptera LOCKE 1961, SANFORD + DIETZ 1976; Calpodes, Lepidoptera LOCKE 1960, FILSHIE 1970; Kalotermes, Isoptera QUENNEDY 1971) werden als Ausleitungswege für Sekrete interpretiert. Bei Calliphora ist das Kanalsystem der ventralen Pulvilluswand für den Sekrettransport geeignet. Das Porenkanalsystem ist stark entwickelt, im distalen Pulvillusbereich füllt es den gesamten Haarbasisbereich aus. Ventral sind um ein Vielfaches mehr Terminalkanälchen vorhanden als dorsal. Die Kutikula im Bereich der Tarsaldrüse, durch die nach der Hypothese von HASENFUSS (1977) das Sekret austreten soll, zeigt keine strukturellen Anpassungen an einen Stofftransport.

Die metachrone Tätigkeit des sekretorischen Epithels und die spontane Verfügbarkeit des Sekretes zu jeder Zeit vom Schlüpfen an, lassen vermuten, daß das Sekret im Pulvillus gespeichert und rasch an die Sohlen gebracht werden kann. Als Reservoir bietet sich die homogene Endokutikula an. Ihre Lage, Ausdehnung, Struktur und Eigenschaften sprechen dafür, daß sie als ständig sekretgefüllter Schwamm fungiert: sie hat direkten Kontakt mit dem sekretorischen Epithel einerseits und mit den ventralen Spaltraumsystemen andererseits; sie füllt nahezu den ganzen Pulvillussenraum aus; aufgrund ihrer Fixierungseigenschaften darf sie als flüssigkeitshaltig angesprochen werden; ihre Struktur ist "schwammartig". Eine ähnliche Dauerimprägnation mit

einer "öligen, schwer flüchtigen Substanz" vermuten WASSERTHAL + WASSERTHAL (1977) bei der Duftschuppenkutikula von Caligo (Lepidoptera). Es ist ferner anzunehmen, daß sowohl in den Porenkanälen als auch in den Terminalkanälchen ständig Sekret vorhanden ist (Kapillärkräfte). Im distalen Pulvillusabschnitt schließlich befindet sich ein zusammenhängendes Hohlraumssystem, dessen sekretgetränkte gelatinöse Endokutikulafüllung von Endokutikulasträngen gitterartig gegen die ebenfalls sekretimprägnierte homogene Endokutikula abgegrenzt ist.

Für die spontane Verfügbarkeit des Sekretes spielen die Taschen eine Rolle. Sie sind in Durchmesser und Länge so dimensioniert, daß sie mit Sicherheit immer kapillar mit Sekret gefüllt sind. Der Effekt dürfte ein zweifacher sein: zum einen werden elastische Verformungen des Haarschaftes von der "weichsten" Stelle, nämlich der Schulter, abgefangen. Sie wölbt sich stärker auf, wodurch das Volumen der Tasche verkleinert und Sekret herausgepreßt wird. So wird automatisch bereits durch den Aufsetzvorgang selbst Sekret verfügbar gemacht. Der zweite Effekt ist der, daß durch die permanente Sekretbenetzung im Taschenbereich die Terminalkanälchen durch kohärenten Zusammenhang des äußeren Sekretfilms mit der Sekretfüllung der Kanälchen "offen" gehalten werden. Das heißt, beim Austritt des Sekretes müssen keine zusätzlichen Grenzflächenkräfte überwunden werden. Es verbleibt wohl sowieso permanent ein feiner Sekretfilm auf den Hafthaaren und Sohlen (kohärenter Zusammenhalt der Sekretflüssigkeit), so daß es bei der Entleerung der Taschen primär darum geht, den Sekretfilm in Bewegung zu bringen. Ob ein aktiver Hämolympdruck auf den Endokutikulaschwamm zum "Auspressen" nötig ist, oder ob der Gradient, der bei Entleerung der Taschen entsteht, ausreicht, Sekret via Porenkanäle nachzuziehen, muß offen gelassen werden.

HASENFUSS (1977) vertritt eine andere Anschauung über Herkunft und Transportweg des Sekretes. Das Sekret entsteht nach seinen Angaben (untersucht an Musca domestica) in der Tarsaldrüse und tritt in deren Bereich durch die Kutikula aus. Der Weitertransport erfolgt über das Rillensystem der Pulvillisdorsalseite (= Zwischenräume des hier beschriebenen Längsleistensystems) über den Pulvillusrand auf die Ventralseite, wo das Sekret "...an den Trichomen oberflächlich apikal zu den Adhäsionsstellen

fließt" (diese Angabe gilt für M. domestica und C. erythrocephala). Gegen diese Hypothese sprechen einige strukturelle Befunde der vorliegenden Untersuchung und generelle Überlegungen. Es gibt weder Indizien für Lipidaufbau oder -umbau in der Tarsaldrüse, noch sind Ausleitungsstrukturen in der anliegenden Kutikula vorhanden. Ob die "Rillen" generell als Transportbahnen geeignet sind, sei dahingestellt. In der lappenartigen Saumregion von Calliphora beispielsweise werden sie sehr breit (bis 2,5 µm) und seicht. Die Benetzung der Sohlen mit Sekret von der Pulvillenperipherie her ist schwer vorstellbar; die Verbreitung einer viskosen Flüssigkeit über das enorme Oberflächenrelief der Ventralseite (Haarlänge!, Taschen) dürfte kaum in hinreichender Geschwindigkeit vor sich gehen, zumal die Taschen wohl als "Fallen" wirken, in denen die Flüssigkeit kapillar festgehalten wird. Es ist außerdem nicht wahrscheinlich, daß ein Transportsystem entwickelt wird, bei dem eine viskose Flüssigkeit auf so lange Strecken an der Oberfläche befördert wird, wo sie Verschmutzung (mechanisch oder Adsorption von Fremdstoffen), Verdunstung oder sonstigen Veränderungen ausgesetzt ist.

2.4.3 Die Rolle der Hafthaare

2.4.3.1 Bau der Hafthaare

Vor allem drei Strukturmerkmale der Hafthaare sind wichtig für den Haftvorgang: die Länge, die Elastizität und die Sohlenbildung. Die Tatsache, daß derartige Hafthaare mit Sohlenbildung in verschiedenen Insektenordnungen vorkommen, weist auf die essentielle Bedeutung der Sohlen für eine oberflächendeckende Adhäsion hin. Sehr ähnliche Hafthaare mit Sohlen wurden bei Chrysomeliden, Curculioniden und Carabiden gefunden (STORK + EVANS 1976). Es ist zu vermuten, daß auch die Hafthaare von Rhodnius (Hemiptera), die GILLETT + WIGGLESWORTH (1932) als verbreitert und am Vorderende abgeschrägt beschreiben, eine ähnliche Sohlenbildung aufweisen. An den Hafthaaren der Käfer findet man, wie an denen von Calliphora, rinnen- oder wulstförmige Längsstrukturen, die vermutlich der elastischen Stabilisierung der langen, dünnen Schäfte dienen (STORK + EVANS 1976). Die verschiedene Ausbildung der Hafthaare im distalen und proximalen Pulvillusabschnitt scheint eine gewisse Funktion beim Abhebevor-

gang zu haben. GILLETT + WIGGLESWORTH (1932) beschreiben auch für Rhodnius, daß die Hafthaare im proximalen Abschnitt des Haftorgans zunehmend kürzer und kräftiger werden.

Da die Adhäsionskräfte flächenbezogen sind, ist anzunehmen, daß die Anzahl der Hafthaare eine Rolle spielt. Die Anordnung der Hafthaare und ihre Anzahl pro Flächeneinheit ist bei allen untersuchten Arten etwa gleich, das heißt, Fliegen mit kleinen Pulvillen haben entsprechend weniger Hafthaare. Ihr Adhäsionsvermögen sollte deshalb geringer sein. REMMERT (1960) stellte im Rahmen einer Untersuchung über die Lebensformtypen von Strandfliegen die Hypothese auf, daß je nach bevorzugtem Substrat der Fliegen Krallen oder Pulvillen größer ausgebildet sind. Über die Relevanz der in Tabelle 1 (S. 11) wiedergegebenen Größenverhältnisse von Pulvillen und Krallen bei verschiedenen Arten, und auch der extremen Hafthaarlänge bei Neuroctena, kann keine Aussage gemacht werden, da über die spezifischen Umweltansprüche und Substratpräferenzen dieser Fliegen zu wenig bekannt ist.

2.4.3.2 Der Anlege- und Abhebevorgang

Durch die Sohlen der Haare wird eine "Zweitoberfläche" gebildet, die durch die langen, dünnen Haarschäfte hochelastisch gegen die eigentliche Oberfläche abgefedert ist. Diese Abfederung mithilfe tausender unabhängiger Einzelelemente erlaubt ein optimales Anlegen der gesamten "Zweitoberfläche" in nahezu jeder Raumlage des Körpers und erlaubt zudem, Unebenheiten der Unterlage auszugleichen. Ob feinere Unebenheiten der Unterlage durch Verformung der Sohlenoberfläche ausgeglichen werden können, ist nicht feststellbar. Wahrscheinlicher ist, daß die feinsten Unebenheiten der Unterlage durch das Sekret gefüllt und so "eingeebnet" werden.

Aus der Morphologie ist ersichtlich, daß die Hafthaare nur in einer Richtung, nämlich nach vorne ausgelenkt und abgebogen werden können. Das zeigen die nach vorne gekippten, langgezogenen Haarbassen im proximalen Pulvillusabschnitt, die allgemeine Neigung der Haare zur Pulvillusspitze hin und vor allem die höhere Elastizität der Hinterseite der Haarbassen (Schultern). Wegen der beschränkten Auslenkungsmöglichkeit der Haarbassen und -schäfte können die Sohlen offenbar nur dann mit maximaler

Flächenberührung spannungsfrei angelegt werden, wenn die Fliege auf waagrechten Unterlagen (aufrecht oder kopfunter) oder aber an senkrechten Unterlagen aufwärts läuft. Die Beobachtung, daß Calliphora nicht senkrecht nach unten laufen (können?), stützt diese Überlegung. GILLET + WIGGLESWORTH (1932) berichten, daß Rhodnius, dessen Haftorgan ganz ähnlich gebaut ist, wie das von Calliphora, beim Abwärtsgehen an glatten Flächen bereits bei einem Neigungswinkel von 22° abrutscht. Dagegen steht die Beobachtung, daß Musca durchaus senkrecht nach unten läuft. Es ist anzunehmen, daß das Verhältnis von haftender Fläche und Körpergewicht eine Rolle spielt, da das Gewicht beim Abwärtsgehen einen Schub nach vorne auf die Haarschäfte ausübt.

Beim Abhebevorgang ist wiederum die Aufgliederung der haftenden Fläche in Einzelelemente von Vorteil. Durch die Hebelwirkung des Tarsus wird der Pulvillus von proximal her hochgestemmt und nach vorne "abgerollt". Das reihenweise Abheben der Sohlen von hinten her erfordert momentan weniger Kraftaufwand als das Abheben aller Sohlen gleichzeitig. Außerdem addieren sich zur Hebelwirkung des Tarsus die Hebelwirkungen, die jeder einzelne Haarschaft auf "seine" Sohle ausübt, wenn er im Verlauf des Abhebevorgangs aus seiner elastisch gebogenen Lage in die Ursprungslage zurückschnellt. Die Starrheit der Fersenregion und der kompaktere Bau der proximalen Hafthaare sind eventuell für den primären Ansatz des "Hebels" von Bedeutung.

3 Quantitative Untersuchung des Haftvermögens

3.1 Kurze Einführung in die Theorie der Adhäsion

Für die folgenden Ausführungen wurden hauptsächlich die Arbeiten von DRIEDGER + NEUMANN 1964, DRIEDGER, NEUMANN + SELL 1965, SELL + NEUMANN 1966 und BAUMANN 1967 herangezogen.

3.1.1 Oberflächenenergetik

Unter Adhäsion versteht man allgemein die Anziehung ungleichartiger Moleküle (BAUMANN 1967). Die Anziehung beruht auf elektrostatischen und van der Waal'schen Kräften. Da die Wirkung beider Kräfte mit zunehmender Entfernung rasch abnimmt ($F = \frac{1}{r^2}$ bzw. $F = \frac{1}{r^7}$, wobei r der Abstand der Partner ist), tritt Adhäsion nur auf, wenn die Partner sehr nahe aneinandergbracht werden. Bei Flüssigkeiten ist das unproblematisch, Feststoffe dagegen müssen maximal glatt sein, damit möglichst viele Moleküle einer Oberfläche einander genähert werden können.

Ein Adhäsionssystem kann aus zwei Feststoffen, zwei Flüssigkeiten oder einem Feststoff und einer Flüssigkeit bestehen. Die Fälle fest/fest und flüssig/flüssig werden im folgenden nicht weiter berührt, weil es sich bei der Adhäsion Unterlage/Sekret um ein fest/flüssig-System handelt.

Zur quantitativen Beschreibung von Adhäsionsphänomenen sind zwei Größen wichtig, die den energetischen Zustand der beteiligten Oberflächen wiedergeben: die Oberflächenspannung σ , ein Maß für die freie Energie einer Oberfläche (in dyn/cm), und die Grenzflächenenergie γ , ein Maß für die freie Energie der Berührungsfläche zwischen den Adhäsionspartnern.

Für ein Adhäsionssystem fest/flüssig spielen drei energetische Größen eine Rolle: die Oberflächenspannung des Feststoffs (σ_s), die Oberflächenspannung der Flüssigkeit (σ_f) und die Grenzflächenenergie zwischen dem Feststoff und der Flüssigkeit (γ_{sf}). Die drei Größen sind durch die Funktion $F(\sigma_s, \sigma_f, \gamma_{sf}) = 0$; miteinander verknüpft ("grenzflächenenergetische Zustandsfunktion" DRIEDGER, NEUMANN + SELL 1965).

Für die weiteren Betrachtungen sind drei elementare Beziehungen wichtig, die hier nicht im einzelnen abgeleitet werden sollen:

1) Nach der Formel für die Grenzflächenenergie $\gamma_{sf} = \frac{(\sigma_s - \sigma_f)^2}{1 - 0,015 \sigma_f \cdot \sigma_s}$

wird -für $\sigma_s < \sigma_f$ - bei konstantem σ_f die Grenzflächenenergie um so kleiner, je größer σ_s wird, bis hin zum Grenzwert $\sigma_s = \sigma_f$, wo $\gamma_{sf} = 0$ wird.

- 2) Die Haftfestigkeit ist der Grenzflächenenergie umgekehrt proportional, das heißt, die Haftfestigkeit ist dort am größten, wo γ_{sf} die niedrigsten Werte annimmt, also in dem Bereich, wo σ_s ähnlich oder gleich σ_f wird.
- 3) Wird σ_s größer als σ_f , so spreitet die Flüssigkeit auf dem Festkörper und verändert dabei dessen Oberflächeneigenschaften. Diese Veränderung, die sich vor allem in einer Erniedrigung der Oberflächenspannung des Feststoffs dokumentiert, ist empirisch bekannt und in Versuchsserien dargestellt, aber bisher nicht formelmäßig beschreibbar.

3.1.2 Beziehungen zwischen oberflächenenergetischen Größen und Randwinkel

Bei fest/flüssig-Systemen drückt sich die Oberflächenenergetik in der Benetzbarkeit des Feststoffes durch die Flüssigkeit aus. Bei schlechter Benetzbarkeit ($\sigma_s \ll \sigma_f$) kugelt sich ein Flüssigkeitstropfen auf der Unterlage mehr oder weniger stark ab, bei guter Benetzbarkeit ($\sigma_s \rightarrow \sigma_f$) spreitet die Flüssigkeit auf der Unterlage. Der Winkel, der sich an der Dreiphasengrenze fest-flüssig-gasförmig ausbildet, wird als Randwinkel ϑ bezeichnet (Abb. 37). Nach der YOUNG'schen Gleichung $\sigma_s - \gamma_{sf} = \sigma_f \cdot \cos \vartheta$; ist ein direkter Zusammenhang zwischen oberflächenenergetischen Größen und dem Randwinkel ϑ herstellbar. Aus der Kombination der grenzflächenenergetischen Zustandsfunktion und der YOUNG'schen Gleichung ergeben sich zwei weitere Beziehungen, die für die Interpretation der Haftfähigkeitsversuche bedeutsam sind:

- 4) Bei gegebenem σ_f ist ϑ negativ korreliert mit σ_s , das heißt, ϑ wird um so kleiner, je höher σ_s wird (wenn $\sigma_s < \sigma_f$). Beim Grenzwert $\sigma_s = \sigma_f$ ($\gamma_{sf} = 0$) ist $\vartheta = 0$ (Spreiten der Flüssigkeit).
- 5) Die Haftfestigkeit zwischen Feststoffoberfläche und Flüssigkeit ist dort am größten, wo der Randwinkel ϑ am kleinsten ist (folgt aus Beziehung 2) und 4)).

Diese Beziehungen erlauben, die energetischen Größen Oberflächen-

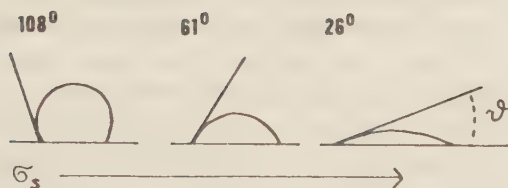


Abb. 37) Randwinkel ϑ für steigendes σ_s bei gleichbleibendem σ_f .

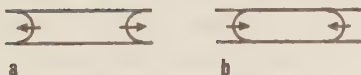


Abb. 38) Kraftwirkungen im Flüssigkeitsspalt zwischen zwei planparallelen Platten für den Fall guter (a) und schlechter (b) Benetzung (nach BAUMANN 1967). Die Kraftrichtung ist durch Pfeile wiedergegeben.

spannung und Grenzflächenenergie zu eliminieren und den Randwinkel ϑ direkt als Indikator für die Oberflächeneigenschaften eines Feststoffes gegenüber einer Meßflüssigkeit zu verwenden.

3.1.3 Übertragbarkeit der Adhäsionstheorie auf das anstehende Problem

Abgesehen von der generellen Problematik, inwieweit physikalische Gesetzmäßigkeiten direkt im Tierversuch reproduzierbar sind, läßt sich im speziellen Fall das anstehende Problem nur näherungsweise mit den aufgeführten physikalischen Gesetzmäßigkeiten für Adhäsionssysteme fest/flüssig beschreiben. Es wird bei dieser Betrachtung außer Acht gelassen, daß eine zweite Grenzfläche, nämlich die zwischen Laufsohle und Sekret vorhanden ist. Bei dem Phänomen "Flüssigkeitsspalt zwischen planparallelen Platten" treten durch Kohäsionserscheinungen innerhalb der Flüssigkeit weitere Kräfte auf. Die Kräfte wirken jeweils zu den Zentren der an den Rändern des Systems entstehenden Flüssigkeitsmenisken (Abb. 38): im Fall guter Benetzung (a) hat die Flüssigkeit die Tendenz, sich weiter auszubreiten, das heißt, die Platten näher

zusammenzuziehen, im Fall schlechter Benetzung (b) werden die Platten durch die Abkuglungstendenz der Flüssigkeit auseinandergedrückt.

Auch diese Beschreibung trifft nur näherungsweise auf das anstehende Problem zu, da sie von zwei Flächen gleicher Oberflächenspannung ausgeht, während im System Unterlage/Sekret/Laufsohle die Grenzfläche Sekret/Laufsohle unabhängig von der Unterlage konstant bleibt. Nachdem die Kohäsionskräfte in der Flüssigkeit in jedem Fall den Adhäsionskräften gleichgerichtet sind, wurden sie vernachlässigt.

Ein weiteres Problem liegt darin, daß das gemessene Haftvermögen der Fliegen nicht mit der reproduzierbaren physikalischen Größe "Haftfestigkeit" zwischen den Adhäsionspartnern identisch ist. Auch hier wird gefordert, daß Haftfestigkeit und gemessenes Haftvermögen annähernd parallel verlaufen. Da Absolutwerte nicht erforderlich sind, wird das gemessene Haftvermögen als "Haftfestigkeit" in die physikalischen Beziehungen eingesetzt.

3.2 Methodik

3.2.1 Wahl der Testunterlagen

3.2.1.1 Theoretische Überlegungen

Grundsätzlich ist bei der Wahl der Unterlagen zu bedenken, daß bei normalen Raumbedingungen nur Oberflächenspannungen kleiner als 70 - 72 dyn/cm ($= \sigma_f$ von Wasser) als solche wirksam sind. Oberflächen, deren σ_s höher liegt, sind mit einer Wasserdampfschicht bedeckt. Im relevanten Bereich von 1 - 70 (72) dyn/cm liegen vor allem organische Substanzen, wie Wachse, Fette, Paraffine usw. und die polymeren Kunststoffe. (Zu den Stoffen mit den niedrigsten Oberflächenspannungen gehören Polytetrafluoräthylen und Paraffin (ca. 18 - 20 dyn/cm)). Aufgrund dieser Vorüberlegung wurden hauptsächlich Kunststoffe in die engere Wahl gezogen. Es standen zwölf Kunststoffe zur Verfügung, elf davon in Folienform¹⁾:

1) Die Folien wurden von den Firmen BASF, Hoechst und der Verpackungsfirma Bischof und Klein (Lengerich/Westf.) zur Verfügung gestellt.

Polytetrafluoräthylen ("Hostaflon", Hoechst)

Polybutylterephthalat ("Ultradur", BASF)

Polyvinylchlorid a) "Vinoflex", BASF

b) rotes Hart-PVC unbekannter Herkunft

Polyamide ("Ultramid A" und "Ultramid B", BASF)

Polyäthylen ("Lupolen", BASF), sowie fünf Polyäthylenfolien,

die durch eine Spezialbehandlung (Corona-Entladung) verschiedene Oberflächenspannungen aufwiesen (36, 44, 48, 50 und 54 dyn/cm gegenüber der normalen σ_s von etwa 30 dyn/cm) (Verpackungsfirma Bischof und Klein, Lengerich/Westf.).

Nachdem die Literaturwerte für σ_s sich bei einigen Folien deckten und nachdem Vorversuche zeigten, daß die Fliegen auf Folien gleicher Oberflächenspannung gleiches Haltevermögen haben, wurden aus dem Bereich 35 - 55 dyn/cm nur Polyäthylenfolien der Fa. Bischof und Klein verwendet, weil ihre Oberflächenspannungen den genannten Bereich abdecken und weil in diesem Fall gewährleistet ist, daß die Oberflächenspannung der einzige Parameter ist, in dem sie sich unterscheiden.

Um die Skala der Oberflächenspannungen möglichst gleichmäßig abzutasten, wurden für den endgültigen Versuch folgende Testunterlagen ausgesucht: Hostaflon, Polyäthylen 36, 44, 48, 54, rotes Hart-PVC, außerdem Silikatglas, Aluminium (in Form von Haushaltsfolie) und poliertes Chrom (vgl. S. 58!), wobei bei den drei letztgenannten eine Bedeckung mit Wasserdampf vorauszusetzen ist. Daß Aluminium an Luft eine Oxidschicht hat, spielt in diesem Fall keine Rolle, da auch Aluminiumoxid eine hohe Oberflächenspannung und damit eine Wasserdampfschicht aufweist.

Für spezielle Fragestellungen wurden Dentalwachs in Form flacher Tafeln (vgl. S.76) und Efeublätter bei einigen Fliegen als Testunterlage verwendet. Zum Vergleich des Haftvermögens der Pulvillen einerseits und der Krallen andererseits wurde faseriges Filtrierpapier als Unterlage gewählt.

3.2.1.2 Charakterisierung der Testunterlagen durch den Randwinkel θ_{H_2O} von destilliertem Wasser

Die Oberflächenspannung schien zur Charakterisierung der verwendeten Unterlagen nicht ganz geeignet. Erstens weichen die

Literaturwerte für σ_s eines Stoffes zum Teil bis zu 30% voneinander ab, zweitens wurden einige Unterlagen verwendet, deren tatsächliche Oberflächenspannung nicht bekannt war (z.B. war bei der Aluminiumfolie sowohl Oxidation als auch eine Oberflächenbehandlung gegen Oxidation denkbar). Deshalb wurde der Randwinkel γ_{H_2O} von Wasser gegen die verwendeten Unterlagen -nach Beziehung 4 (S. 54)- zur Charakterisierung der Oberflächen herangezogen. Der Randwinkel als Indikator für den Oberflächenzustand ist bei Versuchen in einem normalen Arbeitsraum in jedem Fall wirklichkeitsnäher, nachdem sogar hochpolierte Metalloberflächen noch so große "Spalten" (5000 Å) aufweisen, daß Dämpfe aller Art, Fette und andere Verunreinigungen adsorbiert werden (MARK 1964). Der Randwinkel spiegelt den realen Oberflächenzustand in dem entsprechenden Versuchsraum nach entsprechender Vorbehandlung der Oberflächen wieder, wie ihn auch das Versuchstier vorfindet.

Für die Randwinkelmessung wurden die Kunststoffe unbehandelt verwendet, das Glas und die Metalle wurden mit Äther gereinigt. Die Randwinkelmessung erfolgte mit dem Stereomikroskop nach der bei HILLER (1968) angegebenen Methode mit einem Leitz-Goniometerokular (10x). Aus je 10 Winkelmeßwerten pro Unterlage wurde der Mittelwert gebildet und auf ganze Grad-einheiten gerundet.

Die γ_{H_2O} -Werte liegen bis auf den für Hostaflon alle etwas höher als die in der Literatur angegebenen. Bei der polierten Chromfläche wurde ein völlig überraschender Wert gemessen, der mit der Theorie in keiner Weise vereinbar ist: der gemessene Winkel von 93° entspräche einer sehr niedrigen Oberflächenspannung. Eine Erklärungsmöglichkeit ist die, daß das wachsig-politurmittel, mit dem die Oberfläche geglättet wird, sich so fest in Oberflächenunebenheiten einlagert, daß es durch die Ätherbehandlung nicht entfernt wird. Wie auch immer dieser Wert zu erklären ist - nach dem oben Gesagten über die Indikatorrolle des Randwinkels wurde das "Chrom" bei den Stoffen niedriger Oberflächenspannung eingeordnet. (Diese Einordnung erwies sich bei der Versuchsauswertung als gerechtfertigt, vgl. S.75).

Die Randwinkelmessung auf drei verschiedenen Efeublättern war schwierig, da die Blattoberfläche niemals ganz eben ist. Als Näherungswerte dürfen die Messwerte aber sicher akzeptiert werden. Interessanterweise hatten die alten, dunkelgrünen Efeublätter (typische Efeu-Form, vom basalen Stammabschnitt) einen deutlich niedrigeren Randwinkel als die jungen, hellgrünen (ungelappt, vom apikalen Stammabschnitt). Offensichtlich ist ihre Oberflächenschicht von anderer Beschaffenheit.

Nach der Randwinkelmessung mit Wasser ergab sich folgende Reihung der Testunterlagen (die nicht im Routineversuch verwendeten Unterlagen sind eingeklammert):

Hostaflon	106°
(Dentalwachs	102°)
"Chrom"	93°
Polyäthylen 36 (dyn/cm)	88°
" 44	74°
" 48	72°
" 54	69°
(Efeu, Blatt A, jung	67°)
(Efeu, Blatt C, jung	65°)
Hart-PVC	58°
(Efeu, Blatt B, alt	57°)
Glas	24°
Aluminium	21°

Im folgenden werden die Unterlagen einfachheitshalber mit ihren γ_{H_2O} -Werten als Kennziffern benannt, als UL (= Unterlage) 106, UL 102, UL 93 usw..

3.2.2 Prüfung des Haltevermögens der Fliege auf den Testunterlagen

3.2.2.1 Versuchsanordnung

Aufgrund von Vorversuchen mußten mehrere denkbare Versuchsanordnungen ausgeschieden werden, da sich zeigte, daß die Fliege das Ansetzen der Kraft, die sie von der Unterlage trennen sollte, nicht "erkannte". Das war sowohl der Fall, wenn man einen Dauermagneten an Fliegen annäherte, deren Thorax mit Eisenfeilspänen beklebt war, als auch, wenn man dorsal fixierten

Fliegen langsam die Lauffläche nach unten wegzog. Am ehesten reagierten die Tiere bei mechanischem Zug nach oben mit Festhalten (zur generellen Problematik des "Festhaltens" vgl. S.65). Es wurde deshalb eine mechanische Apparatur entwickelt, bei der ein Zug nach oben direkt an der Fliege ansetzt. Das Funktionsprinzip ähnelt dem einer Waage; auf der linken Seite des Systems ist die Fliege befestigt, auf der rechten Seite wird eine Schale mit Gewichten belastet, bis die Fliege von der Unterlage losgerissen wird. Das Abreißgewicht wird direkt gewogen. Trotz des einfachen Funktionsprinzips erwies sich die Konstruktion der "Waage" im einzelnen als recht kompliziert. Die Apparatur mußte sehr leicht gänglich sein und im mg-Bereich ansprechen. Darüber hinaus wurden durch das Verhalten der Fliege Zusatzbedingungen gestellt. Bei zunehmender Belastung streckt die Fliege die Beine und wird bis um das Doppelte höher, das heißt, die Waage muß erstens einen Hub haben und zweitens muß der Hub gewichtsunabhängig sein. Aufgrund dieser Bedingungen schieden sowohl Druckkraftaufnehmer als auch Apothekerwaagen, die beide die nötige Meßempfindlichkeit gehabt hätten, aus. Beim Druckkraftaufnehmer ist die Meßstrecke weglos, bei Hebelarmwaagen ist die Auslenkung des Armes aus der Horizontalen gewichtsabhängig.

Aufgrund dieser Rahmenbedingungen wurde die Apparatur schließlich so gebaut, wie sie auf Abb. 39 dargestellt ist. Über zwei Rädchen läuft ein dünner Faden, der gewichtsunabhängig mit jeder Bewegung der Fliege beweglich ist. Alle Teile der Apparatur wurden aus sehr leichten Materialien hergestellt, um größtmögliche Beweglichkeit bei geringster Reibung zu gewährleisten. Die Entfernung zwischen den Radmittelpunkten wurde gering gehalten, dagegen wurde der Weg von der Unterlage zum linken Rad lang gewählt, damit Winkelabweichungen von der Vertikalen bei der Messung möglichst wenig ins Gewicht fallen (der Abweichungswinkel ist der Seilstrecke umgekehrt proportional). Berechnungen ergaben, daß kleine Abweichungen vernachlässigt werden können, da sie innerhalb des Genauigkeitsbereichs der Messung liegen. Größere Abweichungen wurden verhindert, indem die Unterlage nachgefahren wurde.

Im einzelnen waren die Elemente der Apparatur wie folgt konstruiert: Die Räder (Durchmesser 1,4 cm) wurden aus Aluminium-

blech gedreht. Ihre Dicke betrug zentral 0,5 mm, an den Rändern 0,8 mm, damit eine Führungsrinne für den Faden eingefräst werden konnte (vgl. Abb. 39b). Das Gewicht eines Rädchens betrug ca. 120 mg. Nach nicht befriedigenden Vorversuchen mit Kugellagern und Torsionsdrähten wurde die Radachse schließlich auf Uhrmachernadelager (Stahlspitze in Halbedelsteinlager) gelagert, die sich als sehr leicht gängig erwiesen. Das "Auswuchten" der Räder erfolgte mit kleinen Tröpfchen Klebstoff.

Als "Zugseil" wurde sehr dünnes Polyamidgarn verwendet, dessen Dehnungsfaktor bei einer Garnlänge von 50 cm und Belastung in Schwerkraftrichtung mit 500g 2 mm betrug. Dehnungskräfte durften deshalb in der Apparatur vernachlässigt werden. Der Faden trug an beiden Enden einen kleinen Angelhaken von je 23 mg Gewicht. Das Fadengewicht lag unter der Meßgrenze der verwendeten Analysenwaage (0,5 mg).

Als Wagschälchen wurde eine Halbkugel aus steifer Plastikfolie, wie sie als Formelement in Tablettendurchdruckpackungen zu finden sind, verwendet. Durch den Pol wurde von unten her eine Insektennadel (Stärke 000) gebohrt, die oben zu einer Schlinge gebogen wurde. Das Schälchen hing dadurch immer zentriert am Angelhaken und konnte an der stabilen Mittelachse auch leicht mit der Pinzette gehandhabt werden (Abhehmen und Einhängen in den Angelhaken nach jeder Messung). Das Gewicht des Schälchens mit Achse betrug 50 mg.

Als Gewichte dienten Kupferdrahtabschnitte von 3 - 5 mm Länge und 0,1 mm Durchmesser. Ihr Gewicht lag unter 0,5 mg.

Um die Empfindlichkeit der Apparatur zu testen (Trägheit, Reibung, Luftwiderstand usw.), wurde bei verschiedenen vorgegebenen Belastungen gemessen, bei welchem Übergewicht die rechte Wagschale nach unten sinkt. Die Wagschale mit Gewichten wurde nach jeder Einzelmessung auf einer Analysenwaage (Sartorius 2255) gewogen. Das Ansprechgewicht der Apparatur betrug bei 185 mg Belastung $5 \text{ mg} \pm 0,3$, bei 120 mg Belastung $4 \text{ mg} \pm 0,4$, bei 100 und 75 mg Bel. $4 \text{ mg} \pm 0,5$ (bei jeweils 20 Messungen). Das Ansprechgewicht der Apparatur selbst war auf dem 0,5 mg-Niveau zu 100% reproduzierbar (Testserien mit gleichen Gewichten unter 0,5 mg).

Die Halterung der Fliege mußte so beschaffen sein, daß sie bei größtmöglicher Leichtigkeit trotzdem eine möglichst große Auflagefläche hatte, damit sie der Fliege mit hinreichender Exaktheit reproduzierbar an der gleichen Stelle appliziert werden konnte. Auf flache Kupferringe mit einem Außendurchmesser von 2,3 mm (EM-Lochgrids) wurde als Quersteg ein Kupferdrähtchen (Durchmesser: 0,1 mm) geklebt. Durch die beiden entstandenen Ösen wurde Polyamidgarn gefädelt, dessen Enden in etwa 3 cm Abstand vom Ring verknötet wurden. (Gewicht der gesamten Halterung ca. 1 mg). Der Ring wurde mit einem kleinen Tropfen Wachskolophonium in der Mitte des Mesothorax aufgeklebt, die Fadenschlaufe in den Angelhaken des Zugseils eingehängt.

Die verschiedenen Testunterlagen wurden auf einem Tischchen von 10 x 10 cm Kantenlänge aufgespannt bzw. aufgelegt. Das Tischchen war aus Holz angefertigt, damit Wechselwirkungen mit den Folien (z.B. elektrostatische Aufladung) ausgeschlossen werden konnte.

3.2.2.2 Versuchsablauf und Auswertung

Fliegen von bekanntem Schlüpfalter wurden nach dem Fangen aus der Zucht ein bis zwei Stunden ohne Futter und Wasser in einem Glasgefäß einzeln gefangen gehalten, damit stärkere Verschmutzungen an den Pulvillen abgelaufen wurden. Nach Betäubung mit N_2O wurden die Flügel so weit vom Gelenk entfernt abgeschnitten, daß keine Hämolymphe ausfließen konnte. Die Fliegen zeigten keine sichtbare Beeinträchtigung. Die entflügelten Fliegen wurden vor und nach dem Aufkleben der Halterung gewogen. Da Vorversuche zeigten, daß extreme individuelle Unterschiede im Haftvermögen bestehen, ohne daß ein Zusammenhang mit den erfaßten Parametern (Geschlecht, Alter, Körpergewicht, Hungerzeit, Versuchsdauer) ersichtlich wäre, wurde jedes Tier in einer Versuchsreihe auf allen 9 (bzw. 12) Unterlagen getestet.

Pro Unterlage wurden 5 Messungen durchgeführt (= 1 Meßserie). Nach jeder Messung wurde die Wagschale mit den Gewichten auf der Analysenwaage gewogen. Nach jeder Meßserie auf einer Unterlage wurde die Fliege mit Halterung erneut gewogen. Die Reihenfolge der Unterlagen wurde bei jeder Versuchsreihe

anders gewählt, um auszuschließen, daß Änderungen im Verhalten oder im physiologischen Zustand der Fliege Gesetzmäßigkeiten im Adhäsionsvermögen vortäuschen. Für jede Versuchsreihe wurden frische (bzw. frisch gereinigte) Unterlagen verwendet.

Eine Versuchsreihe über alle 9 bzw. 12 Unterlagen durchzuziehen, gelang nur selten, da nicht alle Tiere über 3 bis 4 Stunden Versuchsdauer hin gleichmäßig "willig" festhielten. Nachdem eine größere Zahl von abgebrochenen Versuchsreihen, deren Meßserien über die ganze Skala der Unterlagen verteilt waren, und 7 vollständige Versuchsreihen die Maxima der Haftfestigkeit in einer Gruppe von 4 Unterlagen zeigten (UL 88, 74, 72, 69), wurden auf diesen 4 Unterlagen weitere 9 Tiere getestet, um eventuell den Bereich maximaler Haftfestigkeit schärfer einengen zu können.

Als Bezugspunkt wurde jeweils UL 106 mitgeprüft.

Die Messungen auf Blättern wurden nur mit 3 Tieren durchgeführt. Die 3 Versuchsreihen über alle 12 Unterlagen nahmen einen ganzen Tag in Anspruch, und die Blätter sollten nicht länger verwendet werden, da Oberflächenveränderungen nicht auszuschließen waren.

Als Haltevermögen der Fliege wurde das über den Gleichgewichtszustand hinausgehende Gewicht definiert, also gewogenes Gewicht der rechten Seite minus Gewicht der Fliege + Halterung. Als Gewicht "Fliege + Halterung" wurde der Mittelwert aus Anfangs- und Endgewicht eingesetzt, da die Fliege während einer Meßserie meist leichter wurde (um 1 - 2 mg).

Für jedes Tier wurde eine individuelle Haftcharakteristik (als Blockdiagramm) aufgestellt, die für jede Unterlage die 5 Einzelmeßwerte einer Meßserie und deren Mittelwert wiedergibt. Aus den Einzelwerten aller Versuchsreihen wurde ein Mittelwertsdiagramm erstellt.

Mit dem U-Test von WILCOXON, MANN + WHITNEY (SACHS 1968) wurde für jede Versuchsreihe (= 1 Tier) einzeln geprüft, ob sich die Meßserien (5 Werte) auf den einzelnen Unterlagen statistisch gesichert gegeneinander abgrenzen lassen (= ob sie verschiedenen Grundgesamtheiten entstammen). Dazu wurden für jede Unterlage die 5 Meßwerte einer Serie mit den 5er-Serien aller anderen Unterlagen verglichen. Der Test wurde einseitig durchgeführt, da eine Hypothese über die absolute Richtung der Haftfestigkeit

bestand. Die Anzahl der Fälle (in Prozent), in denen die Meßserien jeweils zweier Unterlagen signifikant ($P = 0,05$) voneinander getrennt werden konnten, wurden für alle Unterlagen in einem Korrelationsquadrat aufgetragen (vgl. S.73).

3.2.3 Messung des Sekretrandwinkels φ_{Sekret} gegen die Testunterlagen

Um nach Beziehung 5) (S. 54) eine "Gegenprobe" zu den Haftfestigkeitsmessungen zu machen, wurde versucht, den Randwinkel des Sekrets gegen die Testunterlagen zu messen. Das Lösungsmittel (Dichlormethan) wurde mit Stickstoff aus dem Sekret abgedampft. Mit der viskosen Restsubstanz wurde die Randwinkelmessung durchgeführt.

Diese Meßmethode kann nur ganz grobe Näherungswerte geben. Einerseits beeinflußt sicher die hohe Viskosität der Flüssigkeit die Bildung des Randwinkels, zum anderen erscheint die Restsubstanz (optisch!) viskoser als das eigentliche Sekret. Es könnte sein, daß dessen natürliche "Lösungsmittel"komponente beim Abdampfen verloren geht. Es ist allerdings anzunehmen, daß bei natürlichen Gemischen die ζ -Werte -wegen der Gefahr von Entmischungserscheinungen- nicht allzu verschieden sind.

Die Sekretrandwinkelmessungen auf Blättern sind mit doppeltem Vorbehalt zu betrachten, da hier noch die Unebenheit der Blattoberfläche als Fehlerquelle hinzukommt.

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Verhalten der Fliege bei Belastung

Die Aufzählung der verschiedenen Verhaltensweisen der Fliegen bei Belastung zeigt zugleich die Problematik des Versuchs. Die Fliege reagiert durchaus nicht regelmäßig mit Festhalten, wenn sie von der Unterlage weggezogen wird. Ebenso häufig wie Festhalten sind 4 weitere Reaktionstypen:

- 1) Bei zunehmender Belastung, die aber noch deutlich von der Grenzbelastung entfernt ist, versucht die Fliege, die Haltung mit den Hinterbeinen abzuputzen, wobei sie leicht von

der Unterlage weggezogen wird.

Bei weiterer Belastung zeigt die Fliege die Reaktionen

2) Abhüpfen von der Unterlage und

3) schnelles Laufen an den Rand,

die auch bei unbelasteten Fliegen häufig vorkommen (vgl. S. 4).

4) Als weitere Reaktion konnte auch absolute "Unlust" beobachtet werden. Die Fliege ließ die Beine schlaff auf der Unterlage liegen, bzw. nach dem Abheben schlaff herunterhängen. Diese Reaktion wurde besonders häufig auf den Unterlagen 106 und 93 beobachtet.

Das eigentliche Festhalte-Verhalten ist deutlich zu erkennen. Die Fliege sitzt mit breit ausladender Beinstellung möglichst flach an der Unterlage, häufig etwas schräg geneigt (mit einer Körperseite der Unterlage stärker angenähert). Die Vorderbeine sind parallel nach vorne gerichtet. Alle 6 Beine sind aufgesetzt. Die Körperhaltung wird immer wieder korrigiert, die Vorderbeine greifen manchmal nach. Gegen den Grenzhafwert zu werden die Beine langgezogen, direkt vor dem Abreißen liegen nur noch die Pulvillen an.

Einige Tiere zeigten ein sonderbares "Rutsch"verhalten. Sie versuchten, mit eng an der Unterlage anliegendem Körper möglichst schnell zu laufen, wobei ein engerer Kontakt der Tarsen- und Beinbeborstung mit der Unterlage entstand, als in Normalhaltung. Es sah -anthropomorph ausgedrückt- so aus, als würde die Fliege am Boden entlangschleifen, ohne die Füße zu heben. Dieses Verhalten wurde nur auf den Unterlagen 106, 93, 24 und 21 beobachtet.

Die gemessenen Grenzhafwerte wurden nur dann erreicht, wenn der Zug sukzessive mit kleinen Gewichtsmengen vergrößert wurde. Bei plötzlicher Belastung mit einem hohen Einzelgewicht können die Fliegen nicht einmal die Hälfte des Endgewichts, das bei sukzessiver Belastung erreicht wird, halten.

3.3.2 Messungen des Haftvermögens

Abb. 40 zeigt die Mittelwerte aus allen Einzelmessungen für alle (7+9) Versuchsreihen: Das Haftvermögen ist auf der UL 106 gering, steigt dann zu UL 93 etwas an, dann folgt eine steiler Anstieg zu einem Maximumbereich, der die Unterlagen 88 - 69

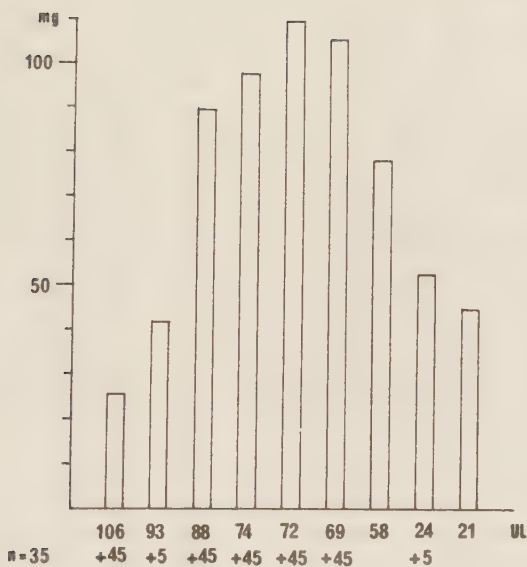


Abb. 40) Diagramm der Mittelwerte aus allen Einzelmessungen für alle (7+9) Versuchsreihen. (Standardabweichungen siehe Tabelle 2)

umfaßt. Nach dem Maximum fallen die Haftwerte über UL 58 nach UL 42 und 21 flacher ab. Das Mittelwertsdiagramm für die 7 vollständigen Meßreihen ($n = 35$) entspricht dem aus allen Meßdaten im Verlauf.

Die Analyse der Haftcharakteristiken für die einzelnen Versuchsreihen (Abb. 41a-g) ergibt:

- 1) Die 5 Messungen einer Meßserie liegen im allgemeinen ziemlich nahe beieinander (durchgezogene Strecke auf Abb. 41a-g).
- 2) Die absolute Höhe des Haftvermögens der einzelnen Fliegen differiert stark (vgl. z.B. Abb. 41 c und g).

Die Meßwerte aller Einzelmessungen auf einer Unterlage bilden deshalb keine Normalverteilungskurve, sondern unregelmäßige Punktscharen. Das Diagramm der Mittelwerte sagt deshalb nur

(Forts. S. 71)

UL	Hosta- flon	"Chrom"	PÄ 36	PÄ 44	PÄ 48	PÄ 54	PVC	Glas	Alu	Wachs	Blatt A	Blatt C	Blatt B
φ_{H_2O}	106	93	88	74	72	69	58	25	21	102	67	65	57
φ_{Sekret}	50	40	18	17	16	19	28	28	28	34	17	20	24
$\bar{x}$	25,7	41,8	89,6	97,4	109,7	105,1	77,8	52,4	44,9	119,6	61,9	78,4	58,3
s	26,0	23,2	45,0	42,5	45,2	43,9	37,3	26,9	25,8	23,6	53,0	54,8	49,5
n	80	40	80	80	80	80	35	40	35	15	15	15	15

Tab. 2) Messdaten der Haftvermögens- und Randwinkelmessungen für alle verwendeten Unterlagen

$\varphi_{H_2O}, \varphi_{\text{Sekret}}$ = Randwinkel von Wasser bzw. Sekret gegen die Unterlage ($^{\circ}\text{C}$)

$\bar{x}$ = Mittelwert der Haftstärken aus allen Versuchsreihen (mg)

s = Standardabweichung

n = Zahl der Einzelmeßwerte

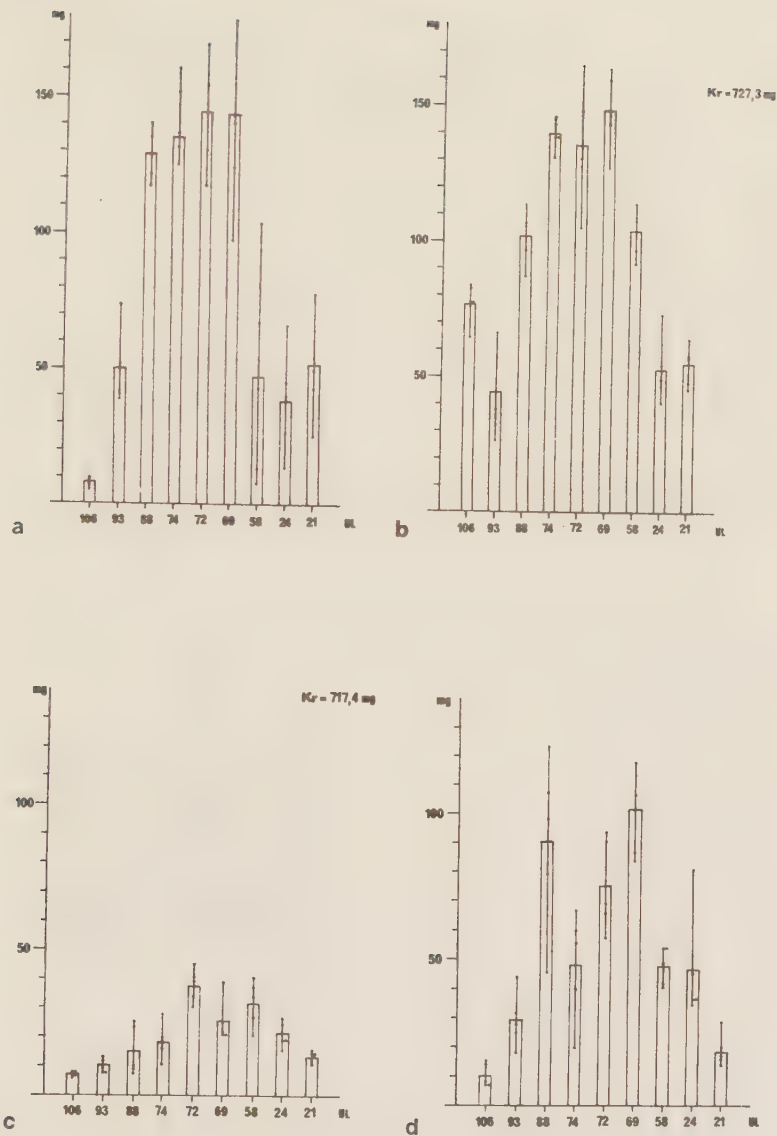
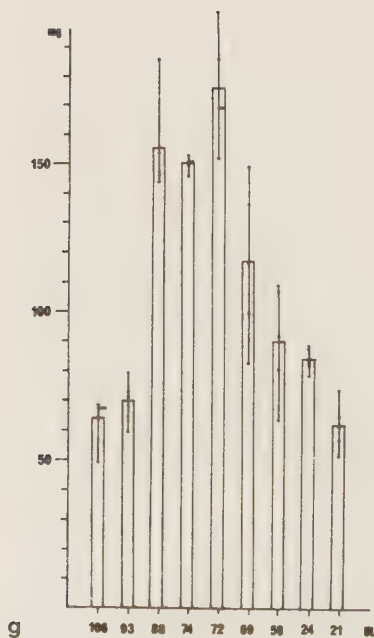
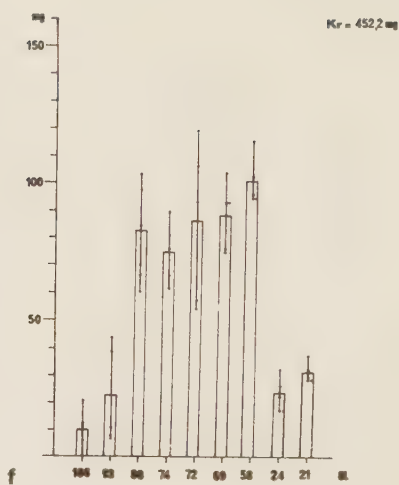
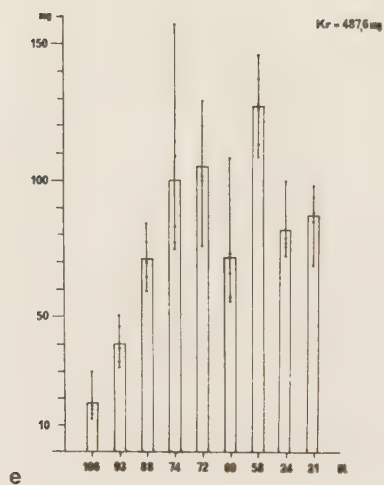


Abb. 41a-g) Haftcharakteristiken einzelner Fliegen

Für jede Unterlage ist der Mittelwert aus einer Meßserie als Säule aufgetragen, die Einzelmessungen



sind als Punkte auf der Strecke eingezeichnet, die Maximal- und Minimalwert verbindet. Rechts oben sind -soweit vorhanden- die Meßwerte für das Haltevermögen der Krallen auf Filtrierpapier angegeben.

über den Verlauf der Haftcharakteristik etwas aus, weniger über die zahlenmäßige Größe des Haftvermögens.

- 3) Die Haftwerte der UL 106 und 93 unterscheiden sich in der Regel sehr gut vom Maximumbereich 88 - 69, ebenso die der UL 58 - 21 (bis auf 2 Fälle, vgl. Abb. 41 e,f). Innerhalb des Maximumbereichs 88 - 69 und innerhalb des Bereiches 58 - 21 dagegen ist die Trennung zwischen den einzelnen Unterlagen nicht scharf.

Tabelle 3 (S. 72) zeigt die Verteilung der maximalen mittleren Haftwerte auf den Unterlagen 88 - 69 in 16 Versuchsreihen: am häufigsten liegt das Haftfestigkeitsmaximum auf den Unterlagen 72 und 69, in 3 Fällen darunter (zu ergänzen wäre, in 2 Fällen darüber, vgl. Abb. 41 e,f!).

Mit dem U-Test (WILCOXON, MANN + WHITNEY nach SACHS 1968) läßt sich die aufgrund der einzelnen Haftcharakteristiken geforderte gute bzw. schlechte Trennbarkeit der Haftwerte auf den verschiedenen Unterlagen statistisch absichern. Tabelle 4 (S. 73) zeigt in einem Korrelationsquadrat für jede Unterlage die Trennbarkeit (in % der Fälle) gegenüber jeder anderen Unterlage (Signifikanz 95%). Deutlich sind die Haftwerte auf den UL 106 und 93 gegen die der UL 88 abgrenzbar (in 100 bzw. 88% der Fälle), fast ebenso deutlich die Werte der UL 58 - 21 von denen der UL 69 (in 86, 75, 86% der Fälle). Die Haftwerte der UL 88 - 69 ("Maximumbereich") sind schlechter gegeneinander abgrenzbar, vor allem die von UL 72 und 69 (nur in 50% der Fälle). Daß die Haftwerte für die Unterlagen, die im Blockdiagramm links und rechts vom Maximumbereich liegen, schlecht trennen (z.B. UL 93 gegen UL 24 und 21) ist zu erwarten, da der U-Test nur die absolute Höhe der Haftwerte, nicht deren Stellung innerhalb eines Kurvenverlaufs berücksichtigt.

Die Trennbarkeit einer Unterlage von den jeweils benachbarten Unterlagen ist entlang der Diagonale (schraffiert unterlegt) abzulesen. Hier ist der scharfe Sprung von UL 93 zu UL 88 einerseits und von UL 69 zu UL 58 andererseits deutlich sichtbar.

UL	88	74	72	69
	92,2	17,3	188,4 x	181,7
	27,9	96,7 x	60,9	57,3
	77,1	94	124,4	146 x
	180	152,6	131,8 x	103,9
	100,5	97,7	127,5 x	111,9
	35,8	59,4	67	62,8 x
	58	79,7	93,9	101,8 x
	98,6	61,6	110,7 x	129
	121 x	89,9	94,2	79
	15,3	18,3	37,6 x	25,6
	81	73,2	84,3 x	86,2
	70,5	99,2 x	104,2	71
	101,7	139,8	135,4 x	148,4
	153,9	148,7	174,3 x	115,6
	128,7	135,1	144,2	143,7 x
	90,9 x	48,6	75,6	102

Tab. 3) Mittelwerte (in mg) für alle Meßserien aus 16 Versuchsreihen im Bereich der Unterlagen 88 bis 69. Der maximale mittlere Haftwert jeder Versuchsreihe ist eingerahmt. Ein "x" deutet an, auf welcher Unterlage der höchste Einzelmeßwert lag.

Die Messungen des Haltevermögens auf Blättern brachten kein eindeutiges Ergebnis. Die Randwinkelmessungen mit Sekret und Wasser passen zwar gut zueinander (vgl. Tab. 2, S. 68), der Wert des Haftvermögens auf Blatt A fällt jedoch völlig aus dem Rahmen, wenn man fordert, daß der Verlauf der Haftcharakteristik, wie er in Abb. 40 dargestellt ist, auch über alle Zwischenwerte kontinuierlich ist. Der Wert für Blatt C liegt ebenfalls relativ niedrig, entspricht aber eher dem Kurvenverlauf. Wie oben erwähnt (S. 64) wurden die Meßreihen auf

UL	106	93	88	74	72	69	58	24	21
106			100	100	100	100	100	100	86
93			100	100	100	88	86	50	43
88	100			62	75	69	57	75	86
74	100	100			69	69	71	63	86
72	100	100	75			50	71	100	100
69	100	88	69	69			86	75	86
58	100	86	57	71	71	86		57	86
24	100	50	75	63	100	75	57		57
21	86	43	86	86	100	86	86	57	

Tab. 4) Die Zahlenwerte in den Quadraten geben an, in wieviel Prozent der untersuchten Fälle sich die Haftwerte jeder einzelnen Unterlage von denen aller anderen Unterlagen unterscheiden. ($P = 0,05$)
An der schraffiert unterlegten Diagonale ist die Trennbarkeit der jeweils benachbarten Unterlagen gegeneinander ablesbar.
Der Maximumbereich 88 - 69 ist eingerahmt.

Blättern nur mit 3 Tieren durchgeführt. Eines der Tiere hielt ab UL 67 generell nicht mehr sehr gut fest. Das Mittelwertendiagramm aus den 3 Versuchsreihen ist in Abb. 42 wiedergegeben.

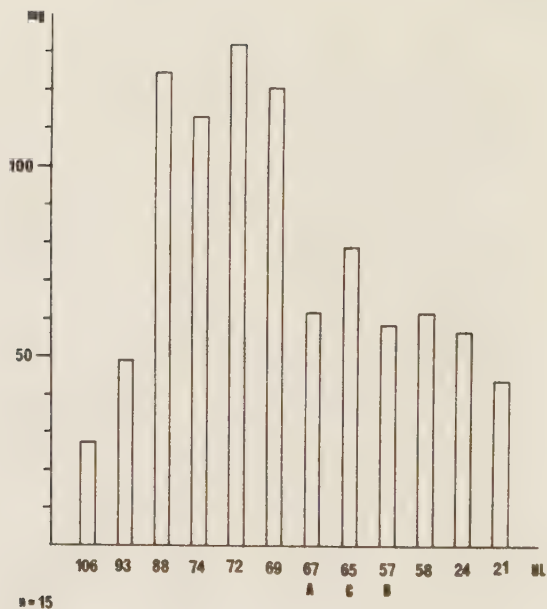


Abb. 42) Mittelwertsdiagramm aus 3 Versuchsreihen, in denen Efeublätter (A, B, C,) als Testunterlagen mitgeprüft wurden.

Das Ergebnis der Messungen auf Dentalwachs (Tabelle 2, S. 68) wird in Abschnitt 3.4.1 (S. 76) diskutiert.

Bei einigen Fliegen wurde vergleichshalber das Festhaltevermögen der Krallen auf faserigem Filtrierpapier gemessen. Es liegt um das 5- bis 15- Fache höher als das der Pulvillen. Die Maximalhaftwerte mit den Krallen erreichten das 8,5- bis 14- Fache des Körpergewichts.

3.3.3 Der Sekrettrandwinkel

Nach Beziehung 5) (S. 54) war zu erwarten, daß der Sekrettrandwinkel auf der/den Unterlage/n am kleinsten ist, wo die Haft-

festigkeit am höchsten ist.

Tabelle 2 (S. 68) zeigt, daß diese Beziehung erfüllt wird. Der Randwinkel $\vartheta_{\text{Sekret}}$ ist im Bereich des Blockes maximaler Haftfestigkeit (88 - 69) niedrig und steigt nach rechts und links wieder an. Der schroffe Unterschied zwischen dem Haltevermögen auf UL 106/93 einerseits und UL 88 andererseits drückt sich umgekehrt auch im Randwinkel aus ($\vartheta_{\text{Sekret}} 50^\circ/40^\circ$ gegenüber 18°).

Daß der Randwinkel auf den Unterlagen 88 - 69 nicht besser differenziert, war bei den Schwierigkeiten, mit denen die Meßmethode behaftet war (vgl. S. 65), nicht anders zu erwarten.

Die Meßwerte des Haltevermögens und des Sekretwandwinkels zusammen zeigen, daß die Einordnung der UL 93 aufgrund des Wasserrandwinkels gerechtfertigt war.

3.4 Diskussion

3.4.1 Interpretation der Haftcharakteristiken

Das Maximum des Haltevermögens liegt im Bereich der Unterlagen 88 - 69. Nach Beziehung 5) (S. 54) muß im Bereich des Haftmaximums der Randwinkel ϑ der adhärierenden Flüssigkeit mit der Unterlage am kleinsten sein, was im Versuch der Fall war. Stellt man den Zusammenhang zwischen Winkel ϑ , Haftvermögen und energetischen Oberflächenzuständen her, so ergibt sich nach Beziehung 5) und Beziehung 2) (S. 54), daß im Bereich maximaler Haftfestigkeit die Oberflächenspannungen von Unterlage und Flüssigkeit sehr ähnlich bis gleich sind. Demnach ist zu fordern, daß die Oberflächenspannung des Sekrets im Bereich der Oberflächenspannungen der Unterlagen 88 bis 69 liegt (= Größenordnungsmäßig 35 - 55 dyn/cm). Unter der Voraussetzung $\sigma_s = \sigma_f$ im Bereich der UL 88 - 69 ist weiter zu fordern, daß im Bereich $\sigma_s < \sigma_f$ nach Beziehung 1) (S. 54) die Grenzflächenenergie γ_{sf} mit abnehmender σ_s -gleichlaufend damit nach Beziehung 5) auch der Randwinkel $\vartheta_{\text{Sekret}}$ - größer wird, was nach Beziehung 2) (S. 54) einer Abnahme der Haftfestigkeit gleichzusetzen ist. Beide theoretischen Forderungen -Zunahme des Winkels $\vartheta_{\text{Sekret}}$ und Abnahme der Haftfestigkeit- sind im Versuch erfüllt. Nach Beziehung 3) (S. 54) muß das Sekret im Bereich $\sigma_s > \sigma_f$,

konkret auf den Unterlagen 58, 24 und 21, spreiten und dadurch deren Oberflächeneigenschaften in nicht gesetzmäßig faßbarer Weise verändern, auf alle Fälle aber ihre Oberflächenspannung erniedrigen. Wahrscheinlich ist die nicht näher beschreibbare Veränderung der Oberflächeneigenschaften ein Grund, weshalb der Abfall des Haftvermögens auf den UL 24 und 21 nicht so steil ist, wie der auf UL 93 und 106. Ab UL 24 kommt außerdem als weitere Komplikation die Bedeckung der Oberflächen mit Wasserdampf bzw. einem feinen Wasserfilm ins Spiel. Über die Oberflächenwechselwirkungen des Sekrets mit dem Wasserdampf kann keine Aussage gemacht werden. Die Meßwerte für den Sekrettrandwinkel zeigen ebenfalls, daß die Oberflächenspannung des Sekrets im Bereich der Unterlagen 88 - 69 liegt.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß sich aus den Meßwerten des Haftvermögens aus 7 Versuchsreihen eine Haftcharakteristik ergibt, die den Adhäsionskurven für eine Flüssigkeit mit der Oberflächenspannung $\sigma_f \approx 35 - 55 \text{ dyn/cm}$ im Verlauf gleicht. Das spricht dafür, daß Unterlage und Sekret ein Adhäsionssystem fest/flüssig darstellen.

Worauf die starken individuellen Unterschiede im Haftvermögen beruhen, konnte nicht festgestellt werden. Schwer faßbare Parameter, wie Gesamtfläche der Sohlen, verwendbare Fläche der Sohlen (Verschmutzung, Verklebung usw.), Menge und Verteilung des Sekrets auf den Sohlen, spielen auf alle Fälle eine entscheidende Rolle für das Haftvermögen, reichen aber wohl allein zur Erklärung der großen Unterschiede nicht aus.

Nachdem die gute Übereinstimmung der Meßdaten für σ_{H_2O} , σ_{Sekret} einerseits und Haftvermögen andererseits eine eindeutige Haftcharakteristik ergibt, von der man anhand der theoretischen Grundlagen annehmen muß, daß sie auch über alle Zwischenwerte kontinuierlich verläuft, darf man vermuten, daß Haftwerte, die deutlich nach oben ausscheren, nicht auf einen Adhäsionsmechanismus zurückzuführen sind. Als Testfall wurde Dentalwachs verwendet, dessen Oberfläche glatt, aber relativ leicht eindrückbar ist. Aufgrund der Randwinkelmeßwerte von Wasser und Sekret (vgl. Tabelle 2, S. 68) muß das Wachs als UL 102 direkt nach Hostafon eingeordnet werden. Die Meßwerte des Haftvermögens dagegen

(n = 15) lagen in einer Versuchsreihe über denen von UL 88, in den beiden anderen Versuchsreihen waren sie die Maximalwerte überhaupt. Man darf sicher annehmen, daß die Fliege auf dem Wachs die Krallen zum Festhalten verwenden kann.

3.4.2 Rolle des Sekrets

Die Frage, ob für die Haftung auf unpolaren Unterlagen das Sekret unabdingbar notwendig ist, läßt sich nicht beantworten. Es ist zu vermuten, daß die Oberflächenspannung der Sohlen nicht sehr von der des Sekrets abweicht (da sonst Abkugelung des Sekrets auf der Sohle einträte), daß also die Sohlen von der Energetik her geeignet wären, selber den Adhäsionskontakt herzustellen. Doch wird von den Sohlen sicher weder die nötige Oberflächenglätte erreicht, noch ist jederzeit der gleiche Oberflächenzustand zu erwarten, der sich durch Abrasion, Verschmutzung usw. ändern kann. Das Sekret verleiht der Sohle weitgehend reproduzierbar immer die gleichen Oberflächeneigenschaften. Außerdem kann das Sekret feinste Oberflächenunebenheiten der Unterlage ausgleichen (vgl. S. 51).

Was die biologische Bedeutung dieses Haftmechanismus anlangt, ist zu bedenken, daß die Fliegen sich vorwiegend mit den Krallen festhalten, wo immer das möglich ist, und daß sie aktiv versuchen, Unterlagen zu erreichen, auf denen sie sich festkrallen können (auch das Verhalten, immer an den Rand glatter Flächen zu streben, ist als solcher Versuch zu werten). Nachdem die Krallen klein genug sind, um auf den meisten natürlichen Unterlagen genügend Unebenheiten zu finden, bleiben als "glatte" natürliche Unterlagen im Sinne der Fliege wohl hauptsächlich wachsartige Pflanzenüberzüge, wachsüberzogene Chitinpanzer anderer Insekten und ähnliche Substrate übrig. Dieselbe Überlegung gilt auch für andere Insekten mit entsprechend feinen Krallen. Die "öligen" Sekrete, die bei Wanzen und Käfern mit Hafthaaren vorkommen, dürften in ähnlicher Weise die Funktion haben, das Haften auf unpolaren Unterlagen zu erleichtern. In diesem Zusammenhang wäre eine Untersuchung der Haftcharakteristiken von Heuschrecken interessant, die Speichel als Adhäsionsflüssigkeit verwenden sollen (HENNING 1974).

Daß die Randwinkel- und Haftfestigkeitsmessungen auf Efeu-
blättern nicht im Optimalbereich der Haftcharakteristik der
Fliege liegen, steht dazu nicht in Widerspruch. Die quanti-
tative Bestimmung der Unterschiede im Haltevermögen sollte
den Mechanismus des Haftens klären. Sie sagt nichts über die
Effizienz des Haftens unter Normalbedingungen. Es ist daran
zu erinnern, daß die Fliege auf allen untersuchten Unterlagen,
einschließlich Hostaflon und Aluminium gehen und sitzen
k a n n , wenn auch unterschiedlich gut. Unter Normalbedin-
gungen ohne Belastung liegen die Blätter auf alle Fälle in
einem günstig beggbaren Polaritätsbereich.

Es erscheint nicht sinnvoll, den Feuchtigkeitsadhäsionsmecha-
nismus von Fliegen direkt mit der Trockenadhäsion der Geckos
zu vergleichen. Festzuhalten ist, daß hier neben dem Lebens-
raum vor allem Größenrelationen eine Rolle spielen: für
Geckos sind sicher eine Vielzahl -auch polarer- Flächen, z.B.
Mauern, "glatt", das heißt, nicht uneben genug, daß die
großen Krallen eingehakt werden könnten. Den Krallen kommt
interessanterweise beim Festhalten auch eine relativ unter-
geordnete Bedeutung zu (HILLER 1968). Ein auf unpolare Ober-
flächen spezialisierter Haftmechanismus ist nicht zu erwar-
ten.

Zusammenfassung

Die Pulvillen von Calliphora erythrocephala (und einigen ande-
ren brachyceren Fliegen) wurden licht- und fluoreszenzmikro-
skopisch, raster- und transmissionselektronenmikroskopisch
untersucht.

Die Pulvillen tragen auf der Ventralseite mehrere Tausend langer,
dünner Hafthaare mit sohlenartigen Endverbreiterungen.

Die Kutikula des Pulvillus besteht überwiegend aus elastischen
Kutikulatypen (Endo- und Mesokutikula) in mehreren spezifischen
Ausbildungsformen.

Die Pulvillen enthalten ein sekretorisches Epithel ohne Aus-
führgänge, das Protein- und Lipideinschlüsse zeigt.

Das Sekret wird in der homogenen Endokutikula des Pulvillus ge-

speichert und über das Porenkanalsystem der Ventralseite nach außen geleitet.

Die Struktur der Pulvillen und ihre Rolle beim Adhäsionsvorgang wird diskutiert.

Das Adhäsionssekret wurde dünnschichtchromatographisch mit dem Körperoberflächenlipid verglichen.

Es ist eine schwerflüchtige, ölige Flüssigkeit, die nicht identisch ist mit dem Körperoberflächenlipid.

Das Haltevermögen von Calliphora auf verschiedenen Unterlagen wurde gemessen.

Das Maximum des Haltevermögens liegt auf Unterlagen mit Oberflächenspannungen im Bereich von etwa 35 - 55 dyn/cm.

Der Randwinkel des Sekrets gegen die Unterlage weist in demselben Bereich ein Minimum auf.

Die Haftcharakteristik, die sich aus dem verschiedenen Haftvermögen auf den verschiedenen Unterlagen aufstellen läßt, gleicht einer Adhäsionskurve für ein fest/flüssig - Adhäsionssystem, bei dem die flüssige Phase eine Oberflächenspannung von etwa 35 - 55 dyn/cm hat.

Die Fliege ist durch den Adhäsionsmechanismus mit Hilfe eines lipophilen Sekrets in der Lage, an Oberflächen geringer Polarität zu haften.

Literaturverzeichnis

- Altner, H.: The microfiber texture in a specialized plastic cuticle area within a sensillum field on the cockroach maxillary palp as revealed by freeze fracturing. *Cell Tiss. Res.* 165, 79-88, 1975
- Arnold, J.W.: Adaptive features on the tarsi of cockroaches (Insecta: Dictyoptera). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.* 3, 317-334, 1974
- Bauchhenß, E. + M. Renner: Pulvillus of Calliphora erythrocephala Meig. *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.* 6, 225-227, 1977
- Baumann, H.: Leime und Kontaktkleber. Berlin-Heidelberg-New York 1967
- Chevone, B.I. + A.G. Richards: Ultrastructural changes in inter-segmental cuticle during rotation of the terminal abdominal segments in a mosquito. *Tissue & Cell* 9, 241-254, 1977
- Clearwater, J.R.: Structure development and evolution of the male pheromone system in some Noctuidae (Lepidoptera). *J. Morphol.* 146, 129-176, 1975
- Dahl, F.: Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Insektenbeine. *Arch. Naturgesch.* 50, 146-193, 1884
- Dahl, F.: Die Fußdrüsen der Insekten. *Arch. Mikr. Anat.* 25, 236-263, 1885
- Dewitz, H.: Die Befestigung durch einen klebenden Schleim beim Springen gegen senkrechte Flächen. *Zool. Anz.* 6, 273-274, 1883
- Dewitz, H.: Über die Fortbewegung der Thiere an senkrechten glatten Flächen vermittels eines Secretes. *Arch. ges. Physiol.* 33, 440-481, 1884
- Driedger, O. + A.W. Neumann: Über die Grenzflächenaktivität auf Festkörperoberflächen. *Tenside* 1, 3-7, 1964
- Driedger, O., A.W. Neumann + P.-J. Sell: Über die grenzflächen-energetische Zustandsfunktion. II. *Kolloid-Z. und Z. Polymere* 204, 101-105, 1965
- Edwards, J.S. + M. Tarkanian: The adhesive pads of Heteroptera: a reexamination. *Proc. R. Ent. Soc. London (A)* 45, 1-5, 1970
- Eisner, T., F. McHenry + M.M. Salpeter: Defense mechanisms of arthropods. XV. Morphology of the quinone-producing glands of

- a tenebrionid beetle (Eleodes longicollis Lec). J. Morphol. 115, 355-400, 1964
- Ernst, V.V.: The digital pads of the tree frog Hyla cinerea. II. The mucous glands. Tissue & Cell 5, 97-104, 1973
- Filshie, B.K.: The resistance of epicuticular components of an insect to extraction with lipid solvents. Tissue & Cell 2, 181-190, 1970
- Freeman, C.P. + D. West: Complete separation of lipid classes on a single thin-layer plate. J. Lipid Res. 7, 324-327, 1966
- Gilby, A.R. + M.E. Cox: The cuticular lipids of the cockroach Periplaneta americana (L.). J. Insect Physiol. 9, 671-681, 1963
- Gillett, J.D. + V.B. Wigglesworth: The climbing organ of an insect, Rhodnius prolixus (Hemipt. Reduviidae). Proc. R. Soc. London (B) 111, 364-376, 1932
- Goodrich, B.S.: Cuticular lipids of adults and puparia of the Australian sheep blowfly Lucilia cuprina (Wied.). J. Lipid Res. 11, 1-6, 1970
- Happ, G.M. + C.M. Happ: Fine structure of the spermatheca of the mealworm beetle (Tenebrio molitor L.). Cell Tiss. Res. 162, 253-269, 1975
- Happ, G.M., C.M. Happ + S.J. Barras: Fine structure of the prothoracic mycangium, a chamber for the culture of symbiotic fungi, in the southern pine beetle, Dendroctonus frontalis. Tissue & Cell 3, 295-308, 1971
- Hasenfuss, I.: Die Herkunft der Adhäsionsflüssigkeit bei Insekten. Zoomorph. 87, 51-64, 1977
- Hayes, W.P. + Yu-Su Liu: Tarsal chemoreceptors of the house fly and their possible relations to DDT toxicity. Ann. Ent. Soc. Americ. 11, 401-416, 1947
- Henning, B.: Morphologie und Histologie der Tarsen von Tettigonia viridissima. Z. Morph. Tiere 79, 323-342, 1974
- Hiller, U.: Untersuchungen zum Feinbau und zur Funktion der Haftborsten von Reptilien. Z. Morph. Tiere 62, 307-362, 1968
- Homann, H.: Haften Spinnen an einer Wasserhaut? Naturwiss. 44, 318-319, 1957
- Jackson, L.L., M.T. Arnold + F.E. Regnier: Cuticular lipids of adult fleshflies, Sarcophaga bullata. Insect Biochem. 4, 369-379, 1974

- Kendall, M.D.: The anatomy of the tarsi of Schistocerca gregaria Forskål. Z. Zellf. 109, 112-137, 1970
- Lewis, C.T.: Studies concerning the uptake of contact insecticides. I. The anatomy of the tarsi of certain diptera of medical importance. Bull. ent. Res. 45, 711-722, 1954
- Locke, M.: Secretion of wax through the cuticle of insects. Nature 184, 1967, 1959
- Locke, M.: The cuticle and wax secretion in Calpodes ethlius (Lepidoptera, HesperIIDae). Quart. J. micr. Sci 101, 333-338, 1960
- Locke, M.: Pore canals and related structures in insect cuticle. J. biophys. biochem. Cytol. 10, 589-618, 1961
- Locke, M.: The structure and formation of the integument in insects. In: The physiology of insects III. (Rockstein, M. ed.), pp. 379-470. New York-London 1964
- Locke, M.: The structure and formation of the cuticulin layer in the epicuticle of an insect, Calpodes ethlius (Lepidoptera, HesperIIDae). J. Morphol. 118, 461-494, 1966
- Locke, M.: The structure of an epidermal cell during the development of the protein epicuticle and the uptake of molting fluid in an insect. J. Morphol. 127, 7-40, 1969
- Mark, H.F.: Künftige Entwicklungsrichtlinien zur Verbesserung der Kohäsions- und Adhäsionsfestigkeit von Polymeren. In: Haftsyste-me und Haftfestigkeit. Dechema-Monographie 51, Weinheim 1964
- Noble-Nesbitt, J.: The fully formed intermoult cuticle and associated structures of Podura aquatica (Collembola). Quart. J. micr. Sci 104, 253-270, 1963
- Moïrot, C. + A. Quennedy: Fine structure of insect epidermal glands. Ann. Rev. Ent. 19, 61-80, 1974
- Ockler, A.: Das Krallenglied am Insektenfuß. Arch. Naturg. 56, 221, 1890
- Piek, T.: Synthesis of wax in the honeybee (Apis mellifera L.). J. Ins. Physiol. 10, 563-572, 1964
- Quennedy, A.: Les glandes exocrines des termites. I. Etude histo-chimique et ultrastructurale de la glande sternale de Kaloterme flavicollis Fab. (Isoptera, Kalotermitidae). Z. Zellf. 121, 27-47, 1971

- Rademakers, L.H.P.M.: Effects of isolation and transplantation of the corpus cardiacum on hormone release from its glandular cells after flight in Locusta migratoria. Cell Tiss. Res. 184, 213-224, 1977
- Remmert, H.: Lebensformtypen von Strandfliegen (Diptera). Zool. Anz. 165, 432-438, 1960
- Richards, A.G.: The integument of arthropods. pp. 411 ff., Minneapolis 1951
- Richards, A.G.: Sclerotization and the localization of brown and black colors in insects. Zool. Jb. Anat. 84, 25-62, 1967
- Rombouts, J.E.: De la faculté qu'ont les mouches de se mouvoir sur le verre et sur les autres corps polis. Archiv. Mus. Teyler, Sér. II, 1, 185-200, 1883
- Roth, L.M. + E.R. Willis: Tarsal structure and climbing ability of cockroaches. J. exp. Zool. 119, 483-517, 1952
- Ruppel, H.: Physiologische Untersuchungen über die Bedeutung des Ventraltubus und die Atmung der Collembolen. Zool. Jb. Physiol. 64, 429-469, 1953
- Sachs, L.: Statistische Auswertungsmethoden. Berlin-Heidelberg-New York 1968
- Sanford, M.T. + A. Dietz: The fine structure of the wax gland of the honey bee (Apis mellifera L.). Apidologie 7, 197-207, 1976
- Sarkaria, D.S. + R.L. Patton: Histological and morphological factors in the penetration of DDT through the pulvilli of several insect species. Trans. Americ. Ent. Soc. 75, 71-82, 1949
- Schnepf, E., W. Wenneis + H. Schildknecht: Über Arthropodenabwehrstoffe. XLI. Zur Explosionschemie der Bombardierkäfer (Coleoptera, Carabidae). IV. Zur Feinstruktur der Pygidialabwehrdrüsen des Bombardierkäfers (Brachnys crepitans L.). Z. Zellf. 96, 582-599, 1969
- Sell, P.-J. + A.W. Neumann: Die Oberflächenspannung fester Körper. Angew. Chem. 78, 321-331, 1966
- Simmermacher, G.: Untersuchungen über die Haftapparate an Tarsalgliedern von Insekten. Z. wiss. Zool. 40, 481-556, 1884 a
- Simmermacher, G.: Untersuchungen über Haftapparate an Tarsalgliedern von Insekten. Zool. Anz. 7, 225-228, 1884 b
- Slifer, E.H.: Vulnerable areas on the surface of the tarsus and pretarsus of the grasshopper (Acrididae, Orthoptera), with special reference to the arolium. Ann. ent. Soc. Americ. 43,

173-188, 1950

- Spurr, A.R.: A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastruct. Res. 26, 31-43, 1969
- Stein, G.: Über den Feinbau der Duftdrüsen von Heteropteren. Die hintere larvale Abdominaldrüse der Baumwollwanze Dysdercus intermedius Dist. (Insecta, Heteroptera). Z. Morph. Tiere 65, 374-391, 1969
- Steinbrecht, R.A.: Feinstruktur und Histochemie der Sexualduftdrüse des Seidenspinners Bombyx mori L. Z. Zellf. 64, 227 bis 261, 1964
- Stork, N.E. + M.E.G. Evans: Tarsal setae in Coleoptera. Int. J. Insect Morphol. & Embryol. 5, 219-221, 1976
- Tartivita, J. + L.L. Jackson: Cuticular lipids of insects. 1. Hydrocarbons of Leucophaea maderae and Blatta orientalis. Lipids 5, 35-37, 1970
- Waku, Y. + K. Sumimoto: Ultrastructure and secretory mechanism of the alluring gland cell in the silkworm, Bombyx mori L. (Lepidoptera: Bombycidae). Appl. Entomol. Zool. 4, 135-146, 1969
- Wasserthal, L.T. + W. Wasserthal: Ultrastructure of a scent scale organ with pressure discharge in male Caligo eurilochus brasiliensis (Fldr.) (Lepidoptera: Brassolidae). Cell Tiss. Res. 177, 87-103, 1977
- Weis-Fogh, T.: A rubberlike protein in insect cuticle. J. exp. Biol. 37, 889-907, 1960
- Welsch, U., V. Storch + W. Fuchs: The fine structure of the digital pads of Rhacophorid tree frogs. Cell Tiss. Res. 148, 407 bis 416, 1974
- Whitten, J.M.: Coordinated development in the fly foot: sequential cuticle secretion. J. Morphol. 127, 73-104, 1969
- Wiesmann, R.: Vergleichend histologische Untersuchungen an normalsensiblen und gegen DDT-Substanz resistenten Stämmen von Musca domestica L.. J. Ins. Physiol. 1, 187-197, 1957

6

Verzeichnis der in den Abbildungen 1 - 36 verwendeten Abkürzungen

bl	Basales Labyrinth
cv	coated vesicle
db	dense body
dlk	Dichter Lamellenkörper
dm	Degenerierendes Mitochondrium
dw	Dorsalwand
e	Epithel
ef	Endokutikulafasern in der "Übergangszone" meso 2b
endo 1	Lamelläre Endokutikula
endo 2	Homogene Endokutikula
endo 3	Gelatinöse Endokutikula
ep	Empodium
epi	Epikutikula
exo	Exokutikula
fr	Fersenregion
fs	Faltensaum
hh	Hafthaar
hs	Haarschaft
ib	isolation body
k	Kutikula
kr	Kralle
ku	Kutikulinschicht
l	Lumen
li	Lipid
lr	Längsrippen
lrh	Hauptlängsrippen
lrn	Nebenlängsrippen
m	Mitochondrium
mb	Mesokutikulabalken in der "Übergangszone" meso 2b
meso 1	Helle homogene Mesokutikula
meso 2a	Dunkle homogene Mesokutikula, kompakt
meso 2b	"Übergangszone", in der dunkle homogene Mesokutikula- balken mit faseriger Endokutikula verzahnt sind
mp	Medianbereich des Pulvillus
mt	Mikrotubulus
mvbd	Dunkler multivesikulärer Körper

n	Kern
pc	Porenkanal
ps	Proximalsklerit
pt	Prätarsus
rer	Rauhes endoplasmatisches Retikulum
s	Schulter
sd	Sehndrüse
se	Sehne
so	Sohle
sr	Saumregion
t	Tubulus
t ₅	Tarsalglied 5
ta	Tasche
td	Tarsaldrüse
te	Tarsalepithel
tg	Taschengrund
tk	Terminalkanälchen
utr	Unguitractor
v	Heller Vesikel
va	Proteinvakuole
vd	Dunkler Vesikel
w	Wachsschicht
z	Zementschicht

Die Abbildungen von Längsschnitten sind alle so orientiert, daß die Ventralseite nach unten, die Pulvillusspitze nach links zeigt.

Ich danke Herrn Prof. Dr. M. Renner für die Anregung zu der Untersuchung, für sein kritisches Interesse am Fortgang der Arbeit und für vielfältige Hilfen.

Meinem Kollegen Dipl.-Biol. G. Weber danke ich für die Einweisung in die Ultramikrotomie und Elektronenmikroskopie und für wertvolle Diskussionen.

Mein Dank gilt außerdem Frä. H. Tscharncke, Herrn J. Weber und Herrn H. Hein für ihre Hilfsbereitschaft.

Lebenslauf

- 14.11.1945 geboren in Nürnberg. Eltern: Dr. Dr. Bernhard Rauch
(Facharzt für Neurologie) und dessen Ehefrau Inge-
borg
- 1950 - 1956 Besuch der Volksschule in Nürnberg
- 1956 - 1965 Besuch des (humanistischen) Melanchthon-Gymnasiums
in Nürnberg
- Juli 1965 Abitur
- WS 1965 WS 1967 Studium der Fächer Biologie, Chemie und Geographie
an der Universität Erlangen
- SS 1967 Studium von Zoologie und Botanik an der Universität
Wien
- ab WS 1967 Studium der Fächerkombination Biologie/Chemie für das
Höhere Lehramt mit Zulassungsfach Biologie an der
Universität Erlangen
- Mai 1970 Heirat mit Dr. Johannes Bauchhenß, Übersiedlung nach
München
- Herbst 1970 1. Staatsexamen für das Lehramt an Höheren Schulen
(Erlangen)
- Febr. 1971 - Jan. 1973 Referendarzeit am Gisela-Gymnasium
München
- Sept. 1971 - Jan. 1972 Zweigschuleinsatz am neusprachlichen
Gymnasium Neu-Ulm
- Febr. 1972 - Juli 1972 Zweigschuleinsatz am naturwiss. Gymna-
sium Fürstenfeldbruck
- Dez. 1972 2. Staatsexamen für das Lehramt an Höheren Schulen
(München)
- Dez. 1973 Beginn der Promotionsarbeit am Zoologischen Institut
der Universität München, Betreuer: Prof. Dr. M. Renner
- seit 1.3.1976 Verwalter der Dienstgeschäfte eines wissenschaft-
lichen Assistenten am Zoologischen Institut der
Universität München

